

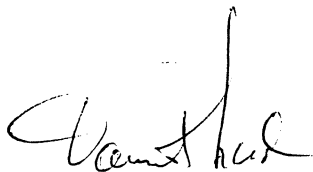
RAPPORT FINAL 91-92
DE LA SUBVENTION DE RECHERCHE POUR L'ANNÉE 91-92,
SERVICE DE LA RECHERCHE ET DÉVELOPPEMENT,
MINISTÈRE DES FORÊTS DU QUÉBEC

Titre du projet:

Le gauchissement de la tige de l'épinette noire en production en récipients: rôle de l'éthylène.

Titulaire du projet:

Daniel LORD
Département des Sciences fondamentales
Université du Québec à Chicoutimi



DANIEL LORD, professeur
Université du Québec à Chicoutimi

GILLES FRISQUE, directeur
Centre multirégional de recherche en foresterie

Chicoutimi, le 30 avril 1992

Québec, le 30 avril 1992

PROJET: 032130

**LE GAUCHISSEMENT DE LA TIGE DE L'ÉPINETTE NOIRE EN
PRODUCTION EN RÉCIPIENTS: RÔLE DE L'ÉTHYLÈNE**

TYPE D'ACTIVITÉS SCIENTIFIQUES ET TECHNIQUES:

Recherche appliquée.

TITULAIRE DU PROJET:

Daniel Lord, Ph.D.
Groupe de Recherche en Productivité Végétale
Département des Sciences fondamentales
Université du Québec à Chicoutimi
Chicoutimi G7H 2B1

COLLABORATEURS:

Dr. Gilles Frisque, Centre multirégional de recherche en foresterie, UQ;
Centre de traitement des semences du MFO;
Dr. Charles-Gilles Langlois, service de la recherche et du développement, MFO,
Québec;
M. Stéphane Mercier, service de la recherche et du développement, MFO, Québec;
Coopératives forestières de Ferland-Boilleau et de Girardville.

LIEU:

Région 02, Saguenay-Lac St-Jean. Chicoutimi.

BUT DU PROJET:

Le but général du projet est de parfaire nos connaissances sur le problème du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Son but spécifique est d'étudier la relation entre l'éthylène et le gauchissement de la tige de l'épinette noire. L'interaction entre la présence de cette substance de croissance dans l'abri et son effet sur la croissance et le développement des plants cultivés en récipients, qu'ils soient gauchis ou non, sera aussi étudiée par la même occasion, les expériences se faisant sur de grandes populations de plants qui ne gauchissent jamais à 100% (en fait, le pourcentage de gauchissement dépasse rarement le 20%, ce qui représente tout de même une quantité appréciable de plants!).

La partie de projet soumise au MFO depuis 1989-90 comprend trois étapes distinctes:

Partie I: Caractérisation précise du gauchissement .

Partie II: Retarder la croissance en longueur de la tige pour réduire l'importance du gauchissement.

Partie III: Interaction gauchissement-éthylène.

RÉALISATIONS 1991-92.

PARTIE I: CARACTÉRISATION PRÉCISE DU GAUCHISSEMENT.

Objectifs:

Les résultats obtenus d'un grand nombre d'expériences réalisées durant les dernières années ont démontré que plusieurs patrons de gauchissement existaient dans une même population de semis. L'identification des patrons les plus fréquents a débuté en automne 1987 lors d'une expérience au cours de laquelle 320 semis étaient suivis quotidiennement et individuellement. Les résultats confirment que plus un semis gauchit à un moment donné de sa croissance, moins il montrera de capacité à se redresser totalement. De plus, un semis montrant à un moment donné ou l'autre un angle de la tige plus grand que 90° ne se redressera pas assez pour donner un semis relativement droit répondant aux critères de qualité actuellement en vigueur au Québec.

Cependant, cette expérience de caractérisation du gauchissement s'est déroulée dans des conditions difficiles de croissance et de développement pour des semis d'épinette noire cultivés en récipients en serres, ce qui était voulu car nous voulions des forts taux de gauchissement pour cette expérience. Les faibles conditions de lumière naturelle et l'humidité relative élevée qui prévalent lors de la saison automnale québécoise ne sont pas idéales pour la croissance des végétaux. Il était donc plausible de croire que, dans le cas d'une production de printemps ou d'été, la plus grande disponibilité de lumière naturelle et les meilleures conditions d'humidité dans la serre lorsque les semis cherchent à se redresser pourraient aider ces derniers à combattre plus facilement une courbure extrême. Le potentiel accru de fixation de carbone et de lignification laissait croire à ce résultat.

L'objectif de la première partie était donc de poursuivre notre travail de caractérisation du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Pour faire suite à l'expérience automne 1987, nous avons réalisé une production en hiver 1989, recueilli et analysé les résultats jusqu'au printemps 1991. Deux autres expériences ont été conduites, une durant l'hiver 1990 dans les serres de la Coopérative Forestière de Girardville (Lord *et al.* 1990), et l'autre dans les serres de l'UQAC à l'été 1990. Une bonne partie de ces résultats ont été présentés auparavant; nous allons donc présenter à la section résultats les éléments d'interprétation les plus récents. La méthodologie expérimentale des différentes expériences, déjà expliquée en détails dans les précédents rapports au MFO, est résumée à la section suivante.

En plus de cela, la programmation prévue pour l'année 1991-92 devait nous permettre de vérifier l'hypothèse suivante: le gradient directionnel de l'ensoleillement entraîne une réponse phototropique chez les semis d'épinette noire et le délai entre la réponse phototropique et la correction dû au gravitropisme occasionne une courbure de plus en plus accentuée de la tige, ce qui a pour effet d'entraîner la verse d'un certain nombre de plants.

Pour ce faire, nous avons prévu vérifier si une illumination directionnelle entraînait une courbure de la tige de l'épinette noire en direction du stimulus. Toute investigation expérimentale d'un phénomène aussi complexe que la phototropisme requière un contrôle rigoureux des conditions expérimentales. De plus, comme la croissance des semis d'épinette noire est très lente, la réponse phototropique devrait l'être aussi. Les expériences devaient

avoir lieu dans de chambres de croissance à environnement contrôlé et les mesures de courbures devaient être effectuées à l'aide d'images photographiques prises à intervalles. Des difficultés techniques ont retardé de plusieurs mois la possibilité d'utiliser les chambres à environnement contrôlé. Par contre, nous avons commencé à mettre au point une technique de prise et d'analyse d'images afin de vérifier la faisabilité de mesurer précisément la courbure phototropique des semis. Cependant, certains éléments du système complet ne seront livrés qu'en mai 1992. Par conséquent, certaines activités prévues dans la demande 1991-92 vont être complétées en 1992-93 (voir demande de renouvellement du projet soumis au MFO en décembre 1991). Des faits nouveaux dans notre perception vont nous obliger à pousser notre réflexion encore plus loin. Ces faits sont discutés ci-bas.

Méthodologie.

Automne 1987: les serres sont de type individuel en forme de tunnel et sont orientées est-ouest dans le sens de la longueur. Une allée centrale sépare donc les plate-bandes NORD des plate-bandes SUD. Lors de l'expérience d'automne 1987, les sources de lumière artificielle étaient des lampes HPS 400 W suspendues deux à deux au-dessus de l'allée centrale de la serre. Les parcelles à forte intensité lumineuse recevaient 3 500 lux en moyenne ($50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), alors que les parcelles à basse intensité lumineuse recevaient environ 200 lux ($3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Chaque parcelle était divisée en deux sous parcelles, l'une du côté SUD et l'autre du côté NORD de l'allée centrale.

Hiver 1989: lors de la seconde expérience, celle de l'hiver 1989, les parcelles étaient toutes placées au sud de l'allée centrale de la serre et l'éclairage artificiel de basse intensité (200 lux ou $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) était fourni par des tubes fluorescents 40 W de type cool-white placés directement au dessus des semis. 160 semis ont été suivis à toutes les 48 ou 72 heures lors de la première expérience, ce nombre étant de 240 lors de la seconde. Le type, l'angle et l'orientation du ou des défauts retrouvés sur la tige de chacun de semis étaient mesurés à chaque fois.

Hiver 1990 Girardville: les récipients des différents traitements sont arrosés lorsqu'ils ne contiennent plus qu'un certain pourcentage de la quantité maximale d'eau (saturation) qu'ils peuvent contenir. Les quatre traitements sont un réarrosage jusqu'à saturation lorsque la teneur en eau moyenne des récipients expérimentaux atteint 90%, 70%, 50%, et 30% de la saturation. Le semis a été fait le 5 janvier 1990. Les traitements de mise en dormance ont été effectués le 18 avril 1990. Les semis sont produits en suivant les techniques normales des producteurs, sauf pour la fréquence des arrosages.

Été 1990: une quatrième expérience a été conduite à l'été 1990, dans le but d'obtenir certaines données qui nous manquaient encore sur les caractéristiques des semis gauchis. Pour avoir des semis fortement gauchis, nous avons effectué une production en ne modifiant que deux facteurs que nous pensions fortement impliqués dans le gauchissement. Ces deux facteurs sont la direction de la lumière et la fréquence des arrosages, tous les autres facteurs de production étant normaux. Les semis étaient placés du côté nord de la serre sous une couverture ombrageante à demi déployée. Ceci, en plus de diminuer l'intensité lumineuse, avait un effet majeur sur la direction de la lumière atteignant les semis en les soumettant à une source de lumière exclusivement latérale. Pour ce qui est des arrosages, ils étaient effectués tous les jours, ce qui maintenait un taux d'humidité très élevé au niveau des semis, et favorisait la présence de gouttelettes d'eau sur les semis pour de longues périodes de temps. Chacun des trois échantillonnages a porté sur 80 semis, soit 20 par classes de gauchissement.

Résultats

Il serait bon ici de résumer les résultats les plus probants retrouvés durant les années antérieures suite aux analyses des différentes banques de données créées lors de l'ensemble de nos expériences de caractérisation du gauchissement:

- 1) La majorité des mouvements de gauchissement sur un semis et sur une population de semis sont de faible amplitude. C'est une sommation de mouvement de faible amplitude qui amène un semis à gauchir.
- 2) Les rayons de courbure de la majorité des défauts varient entre 10 et 30 mm, les rayons plus étroits et aigus étant très rares. La faiblesse de la tige n'est donc pas localisée en un point précis, mais est répartie sur une certaine longueur de la tige.
- 3) Les défauts de plus grande amplitude se retrouvent beaucoup plus sur la partie supérieure du semis qu'ailleurs sur la tige.
- 4) Les semis présentant un défaut dépassant un angle de 90° ne se corrigent pratiquement pas, ces semis étant presque assurément déclassés en fin de production.
- 5) De la germination à l'entrée en dormance des semis, les dimensions morphologiques des semis gauchis sont peu différentes de celles des semis non-gauchis. Les semis gauchis vont se différencier par la suite, ayant un taux de croissance nettement plus faible que les semis non gauchis durant la période de dormance; plus le gauchissement est fort, plus ce résultat se confirme.
- 6) La direction et l'intensité des sources lumineuses influencent l'orientation du gauchissement. Une population de semis a plus tendance à gauchir en direction de la source lumineuse dominante, celle-ci pouvant être naturelle (soleil) ou artificielle (éclairage d'appoint plus fort que le seul éclairage utilisé pour empêcher l'entrée en dormance des semis).

Durant l'année 1990-91, nous avons aussi investi beaucoup d'efforts dans le traitement des banques de données créées afin de trouver une façon originale de bien visualiser l'évolution du mouvement de la tige d'un semis pris individuellement. L'analyse temporelle individuelle des mouvements de la tige n'est pas quelque chose de facile à illustrer pour diffusion de l'information. Après plusieurs essais, nous avons choisi la forme présentée dans le rapport 1990-91 et raffinée en 1991-92 (figure 1). Il s'agit de représentations tridimensionnelles d'un même semis d'épinette noire à différents moments de sa croissance. Produire une seule figure de ce type représente un travail de plusieurs jours. En 1991-92, nous nous sommes concentrés sur l'analyse des 8 semis qui avaient le plus gauchi afin d'en arriver à déterminer un patron préférentiel d'évolution du mouvement de la tige des semis d'épinette noire. Suite à l'analyse de ces illustrations graphiques et en nous basant sur les résultats d'expériences précédentes, nous pouvons maintenant proposer un modèle théorique décrivant le processus du gauchissement. La première chose qui attire l'attention en observant les illustrations est un balancement visible sur la majorité des semis (figure 1 sert d'exemple représentatif pour l'ensemble des semis étudiés). Ces mouvements sont, la plupart du temps, vers le sud, l'est ou l'ouest, rarement vers le nord. Ceci est en accord avec l'affirmation qui stipule que les semis gauchissent principalement vers la source de lumière dominante, le soleil dans ce cas-ci. On observe aussi des cycles de balancement qui font penser à des séquences action-réaction-surcompensation (Lundegårdh 1966), lesquelles sont caractéristiques d'une réaction à un stimulus avec période de latence (Firn 1986). Nous pouvons découper ces cycles en quatre phases (figure 2).

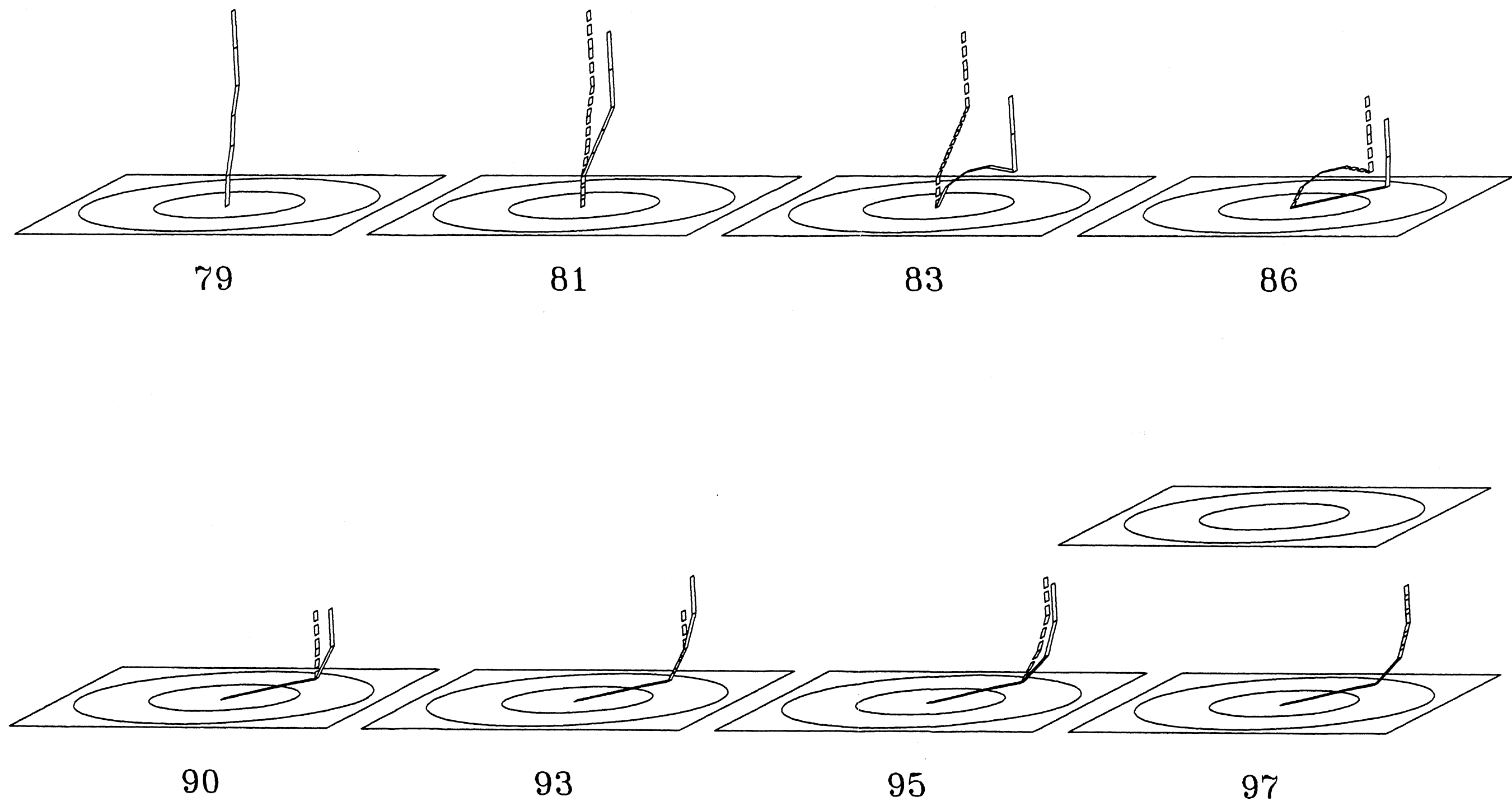


Figure 1:
Évolution de la position de la tige d'un semis par rapport à son axe d'origine, en fonction de l'âge en jours du semis. Chaque segment du semis équivaut à 1 cm, alors que les côtés du repère tridimensionnel valent 9 cm. Les rayons des deux cercles concentriques sont de 2, et de 4 cm. Les repères sont espacés verticalement de 5 cm. La ligne pointillée représente la position du semis lors de la lecture précédente.

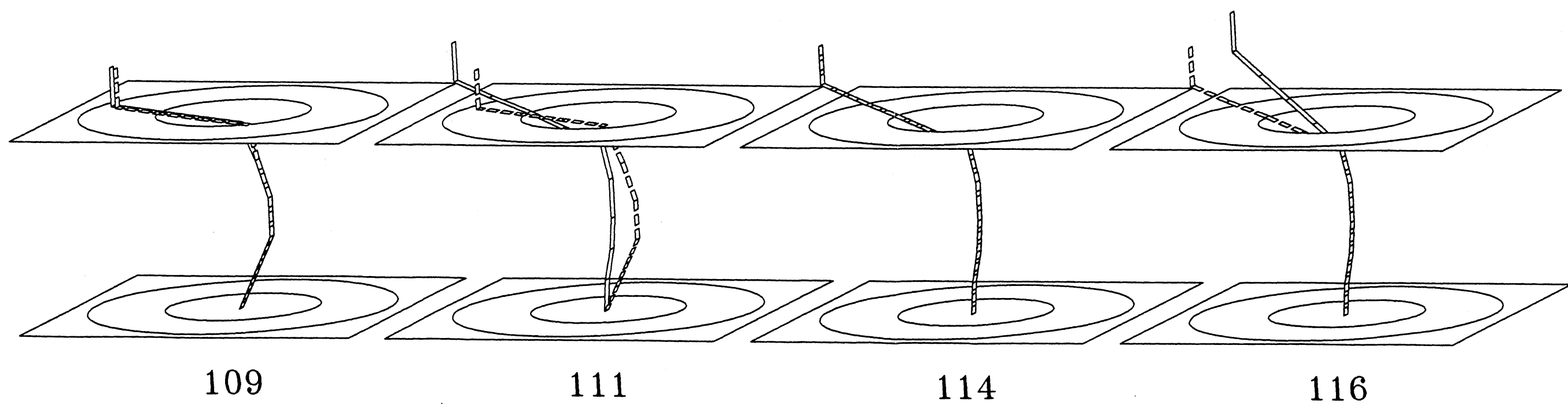
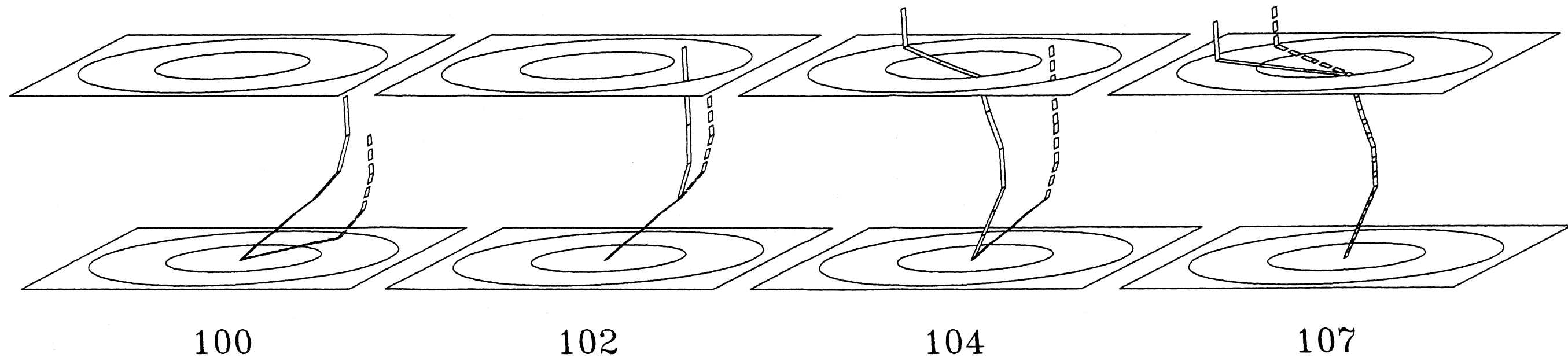


Figure 1: suite

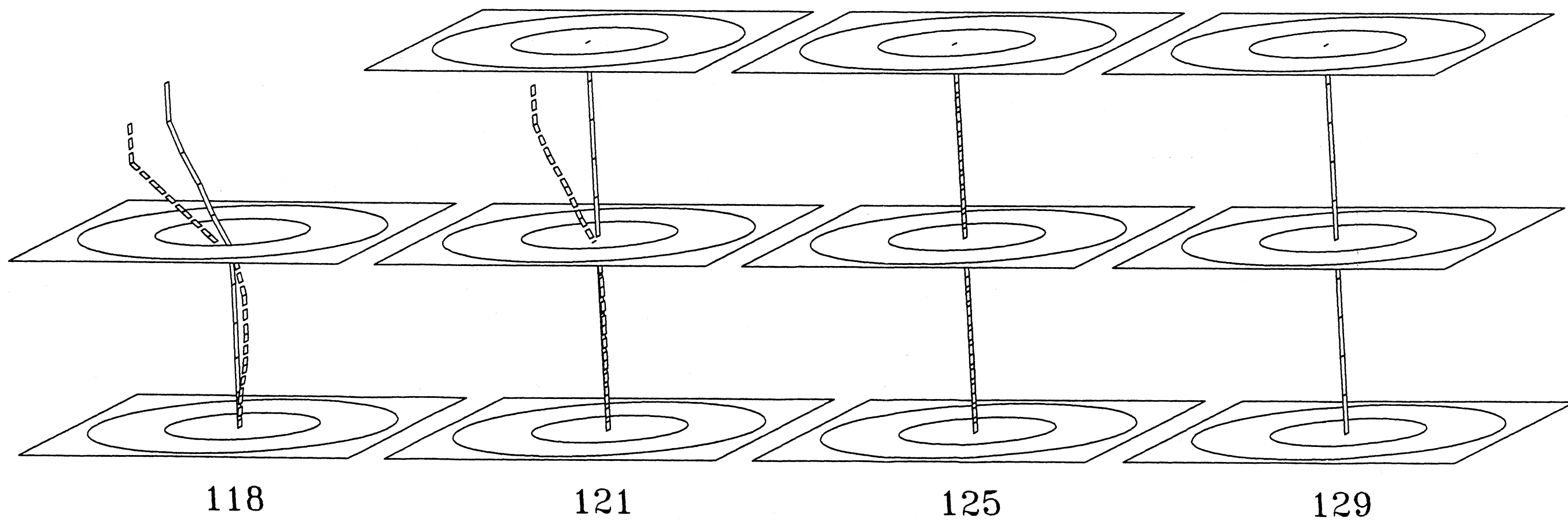


Figure 1: suite

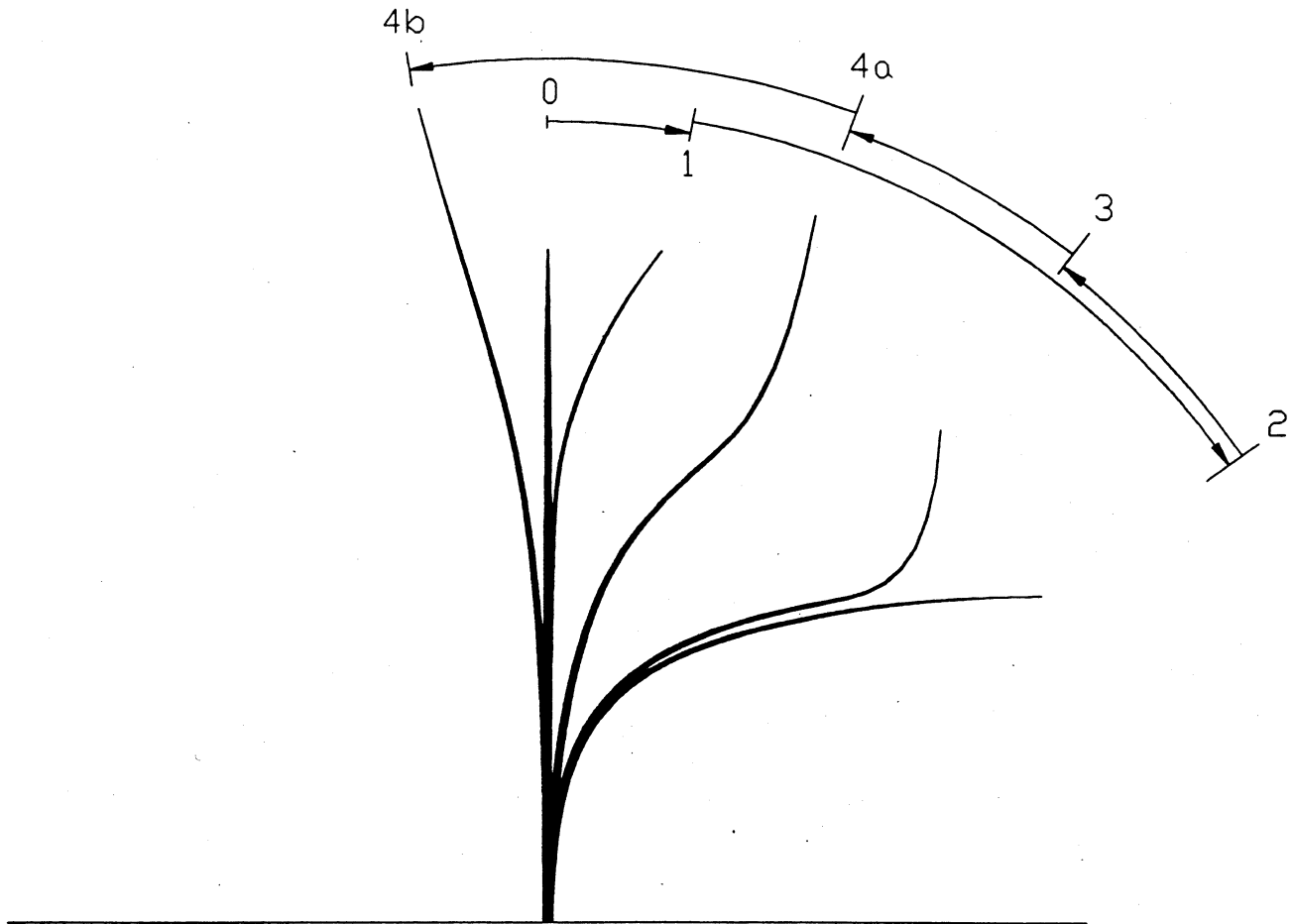


Figure 2: Illustration de l'évolution de la position de la tige d'un semis d'épinette noire durant les différentes phases du processus de gauchissement.

Phase 1: la partie supérieure du semis penche légèrement, préférentiellement du côté de la lumière dominante. Cette réaction rapide en est une de phototropisme pur. Ce phototropisme peut être induit par une source de lumière naturelle ou artificielle. Le semis peut réagir rapidement à cette faible courbure, et se redresser par autotropisme (Firn 1986), ce qui peut mettre fin au processus. Dans le cas contraire, l'évolution du processus de gauchissement va se poursuivre.

Phase 2: la section du semis qui n'est pas lignifiée ou qui est en lignification s'affaisse rapidement (quelques heures), faisant en sorte que la section de tige en question se retrouve avec un angle très prononcé par rapport à la verticale, parfois plus de 90°. Cette verse pourrait être causée par les effets cumulatifs ou consécutifs de la charge causés par la présence de gouttelettes d'eau coincées entre les aiguilles, de chocs mécaniques (vibrations et mouvements de l'air) et de la charge des tissus en pleine croissance. La tige ne serait pas assez rigide pour contenir la composante horizontale de la force appliquée par la charge de sa partie supérieure. La tendance à la rotation produite par cette force est appelée "moment" en statique (Meriam 1975). Quand toutes les parties de la tige d'un semis sont verticales, la force appliquée sur chaque section transversale de cette tige n'a qu'une composante verticale. Il n'y a pas de forces latérales ou de moment. Sous ces conditions, la rigidité du semis sera suffisante pour empêcher la flexion de la tige. Par contre, dès qu'une section de la tige penche (sous l'effet du phototropisme), la composante horizontale de la force appliquée et, par conséquent, le moment devient plus grand que la résistance à la flexion de la tige, d'où la verse de celle-ci. Dès que l'équilibre est rompu, l'affaissement est très rapide parce que le moment de la force appliquée augmente proportionnellement à la distance entre le point d'application de la force et l'axe du semis.

Phase 3: l'extrémité du semis (20 ou 30 mm), soit la partie en croissance, se redresse rapidement par autotropisme et géotropisme (Firn et Digby 1980). Ce redressement rapide de la tête peut être observé à toutes les phases.

Phase 4: la partie inférieure de la section qui s'est affaissée se redresse lentement et progressivement, sous l'effet de la production de bois de réaction (Hejnowicz 1967), du géotropisme et de la lignification. Ce redressement semble être distribué sur toute la longueur de la partie affaissée, ce qui est caractéristique d'une réaction de géotropisme (Köhler et Daum 1979 dans Firn et Digby 1980). À ce stade, le semis continue souvent son mouvement au-delà de la verticale, ce qui peut être qualifié de surcompensation (Lundegårdh 1966). Cette surcompensation est souvent le début d'un autre cycle de balancement où l'on peut retrouver les quatre phases décrites ci-haut. Pour l'expérience hiver 1989, plusieurs de ces cycles verse-redressement duraient entre 10 et 15 jours.

Si le redressement observé à la phase 4 ne se produit pas ou s'il se produit trop lentement, la section courbée de la tige du semis se lignifie en gardant sa courbure, ce qui donne un semis gauchi de façon irrémédiable.

Lorsque la tige d'un semis est lignifiée, la rigidité de celle-ci dépend surtout de l'épaisseur et de la nature la paroi cellulaire de ses tissus constituants (Niklas 1989). Là, les lois physiques de la statique s'appliquent. La tige d'un semis peut alors être considérée comme une colonne conique verticale ancrée à sa base. En fonction des propriétés mécaniques de la tige, il est possible de calculer les contraintes auxquelles le semis pourra résister (McMahon et Kronaur 1976 dans King 1986). Cette affirmation est valable surtout pour des arbres d'un certain calibre dont la structure du bois est homogène. Les propriétés mécaniques du bois sont très stables dans le temps et dans l'espace. Le comportement de ce matériau correspond très bien aux modèles expliquant la résistance des matériaux aux contraintes, et les déformations élastiques ou plastiques en découlant (Baïlon *et al.* 1980).

Cependant, l'affaissement de la tige des semis d'épinette noire est surtout observé sur les sections de tige qui sont relativement jeunes (pousses annuelles), celles qui ne sont pas encore lignifiées. À ce moment, la section de tige en question se comporte pratiquement comme la tige d'une plante herbacée plutôt que comme la tige d'une plante ligneuse. La rigidité des organes des plantes herbacées non lignifiées proviendrait surtout de la turgescence des cellules (Niklas et O'Rourke 1987; Niklas 1989). La tige d'un semis d'épinette noire sous contrainte serait plus un matériau présentant un comportement élastique

non linéaire (Baïlon *et al.* 1980). Durant cette période, la stabilité du semis serait plus reliée à sa capacité de compenser ses pertes en eau qu'à la résistance mécanique des parois cellulaires. La perte en eau, de même que la capacité de répondre à ce besoin par les racines, est fonction de plusieurs paramètres environnementaux dont la température, le taux d'humidité relative de l'air, la quantité et la qualité de la lumière, la vitesse de déplacement de l'air, la quantité d'eau dans le substrat au niveau des racines, la nature du substrat, etc. Cet équilibre perte/approvisionnement en eau est aussi fonction de l'état physiologique des différentes parties de la plante. L'interrelation entre tous ces facteurs et leur variation très rapide dans le temps font en sorte qu'il est difficile de prévoir les fluctuations de la turgescence des cellules des différents organes d'un semis. Par conséquent, il devient tout aussi difficile de prévoir le comportement statique du semis.

Ce modèle théorique du processus de gauchissement semble expliquer la plupart des résultats obtenus lors de nos différentes expériences sur le gauchissement. L'utilisation de facteurs qui augmentent la vitesse de croissance, tels de fortes intensités lumineuses, des concentrations en CO₂ élevées et l'utilisation d'engrais fortement azotés n'ont pas nécessairement augmenté le taux de gauchissement. De même, l'utilisation de facteurs qui diminuent la vitesse de croissance, comme des températures de nuit basses ou des faibles intensités lumineuses, n'ont pas diminué de façon significative le gauchissement, mais l'ont seulement retardé. Ces résultats, en accord avec le modèle proposé, montrent que le gauchissement n'est pas en relation directe avec une trop grande vitesse de croissance.

Les résultats ont aussi montré que les mouvements de détérioration ont une amplitude plus grande que les mouvements de correction. Ceci est explicable par la verse rapide expliquée en phase 2, puis le redressement lent de la phase 4 du modèle. De même, la conclusion qui stipule qu'un semis qui dépasse un angle de 90° aura peu de chances de se redresser concorde avec le modèle. Dans ce cas, les semis trop gauchis n'auraient pas le temps de se redresser parce que la lignification aura lieu avant que le géotropisme, qui est un mouvement relativement lent, ait eu le temps d'agir.

Le gauchissement de la tige de l'épinette noire est plus prononcé lors des productions commerciales hivernales. Cette période de l'année est caractérisée par un faible ensoleillement, mais aussi par un gradient directionnel accentué de la lumière naturelle. Pour induire la réponse phototropique impliquée à la phase 1, un gradient lumineux doit être appliqué sur un organe végétal. La magnitude de ce gradient peut être très faible; si une plante sensible au phototropisme est placée entre deux sources lumineuses, une différence de 20% entre les deux sources lumineuses est suffisante pour induire une courbure chez la plante (Pickard 1969 dans Firn 1986). La grande majorité des études sur le phototropisme utilisent une lumière unilatérale pour provoquer le stimulus phototropique (Firn 1986). Le fait que le gauchissement est plus sévère durant cette période est en accord avec l'hypothèse que le gradient directionnel de l'ensoleillement qui entraîne une réponse phototropique chez les semis d'épinette noire est fortement en cause dans le processus du gauchissement. Ces conclusions valident aussi le modèle décrit ici, parce que le facteur déclenchant le processus du gauchissement semble être une réaction de phototropisme.

Ces résultats s'expliquent en fonction des différentes étapes expliquant le processus du gauchissement. En utilisant une source de lumière directionnelle, nous avons fortement favorisé l'obtention d'une réaction de phototropisme conduisant à la phase 1 du processus de gauchissement. D'autre part, toutes les productions avec une source de lumière intense et non directionnelle (productions d'été et productions d'hiver avec lumières artificielles à forte intensité) ont très peu gauchies (Lord *et al.* 1990c). Les arrosages quotidiens permettant de garder le taux d'humidité élevé au niveau des semis ont aussi provoqué la persistance de gouttelettes d'eau sur ces derniers. Ce fut un facteur déterminant qui a conduit à la verse décrite dans la phase 2 du processus. Ceci a été confirmé par les résultats de l'expérience

tenue à Girardville durant l'hiver 1990. Le maintien du taux d'humidité élevé dans le substrat est reconnu pour nuire au développement des racines et rend le semis plus sensible au stress hydrique. Ce déséquilibre racines/tige, compte tenu de l'importance de la turgescence des tissus pour maintenir la rigidité de la partie non lignifiée de la tige, est de nature à favoriser la verse de la tige en diminuant sa capacité de support.

Conclusions.

Les mouvements de balancement ou d'oscillations sont fréquents chez les plantes (circumnutation, mouvement des vrilles). Ces mouvements sont plus souvent présents sur des plantules en croissance, ou sur les jeunes pousses; ceci s'explique bien par la nature plus instable et moins rigide des tissus non lignifiés, ce qui les rend plus sensibles aux différents stimuli et tropismes.

Dans la perspective des réactions parfois contradictoires des plantes aux différents tropismes, il serait peut-être plus opportun de situer **le problème du gauchissement au niveau du redressement qui ne se produit pas, plutôt que de parler de semis qui tombent**. En effet, dans de bonnes conditions, dès qu'un semis penche légèrement, il se redresse. La verse prononcée décrite en phase 2 du modèle n'a pas le temps de se produire. Si les conditions sont défavorables, les semis ne se redresseront pas, resteront sous les autres semis, et perdront leur dominance apicale. Sur les semis très gauchis, on observe souvent la présence de plusieurs branches qui semblent compétitionner pour la dominance apicale, ce qui est le signe de perturbations d'ordre physiologique. Le semis qui ne se redressent pas se retrouvent sous les autres semis, en position très défavorable du point de vue exposition à la lumière. Puisque la quantité de lumière disponible est un des facteurs qui a le plus d'impact sur le taux de photosynthèse, cette position défavorable pourrait expliquer à elle seule le retard de croissance des semis gauchis.

Nous avons déjà observé que la nouvelle pousse de semis d'épinette noire remis en serres après une période de dormance gauchit et se redresse de la même façon que sur des semis de première année. Les caractéristiques physiologiques et physiques de ces plants plus âgés sont très différentes de celles des semis de première année. Pourtant la nouvelle pousse semble se comporter comme la pousse de jeunes semis. Ceci met en évidence la difficulté de relier le gauchissement de la tige de l'épinette noire à de seuls facteurs environnementaux.

D'où l'intérêt de poursuivre plus à fond cette investigation de la relation " tropisme-gauchissement", ou "tropisme-redressement". Pour ce faire, nous voulons vérifier l'effet des différents tropismes sur la courbure de la tige de l'épinette noire. La mise en place du système nécessaire pour étudier cet effet est fort complexe et dépendante de la disponibilité d'un certain nombre d'appareils (caméra ou video, analyseur d'image, chambres à environnement contrôlé, etc.). En 1991-92, seul l'aspect prise de photographies de semis qui gauchissent a été étudié (figure 3). La technique est prometteuse en autant que l'analyse des images sur les photographies pourra être automatisée. Nous allons travailler sur cet aspect après réception de l'analyseur d'image au début du mois de mai 1992.

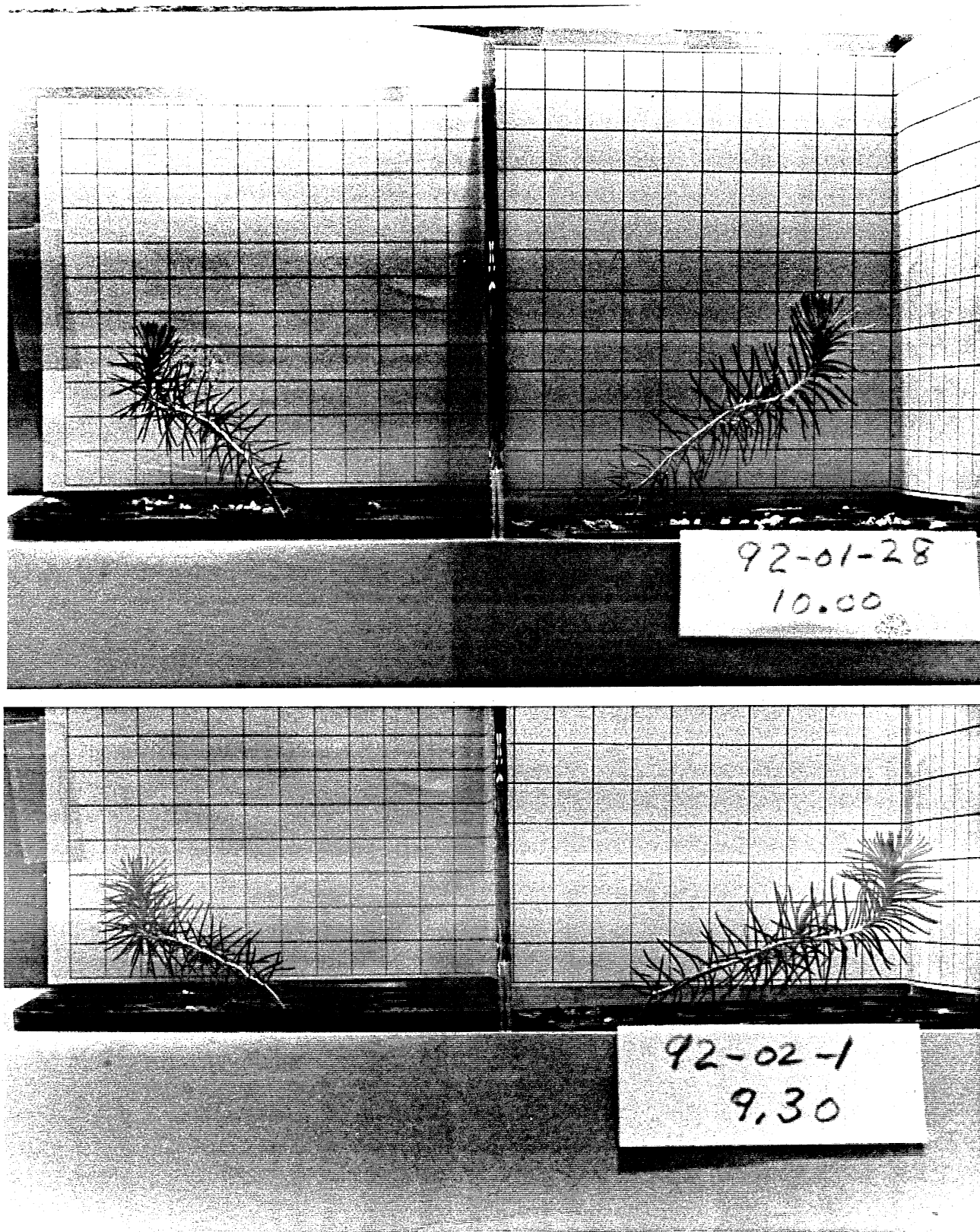


Figure 3:
Photos d'un semis placé devant un grillage de lignes espacées de 10 mm, prises à différentes dates. La partie gauche de chaque photo est une vue de côté du même semis, obtenue en utilisant un miroir placé à 45 degrés par rapport à l'axe caméra - semis.

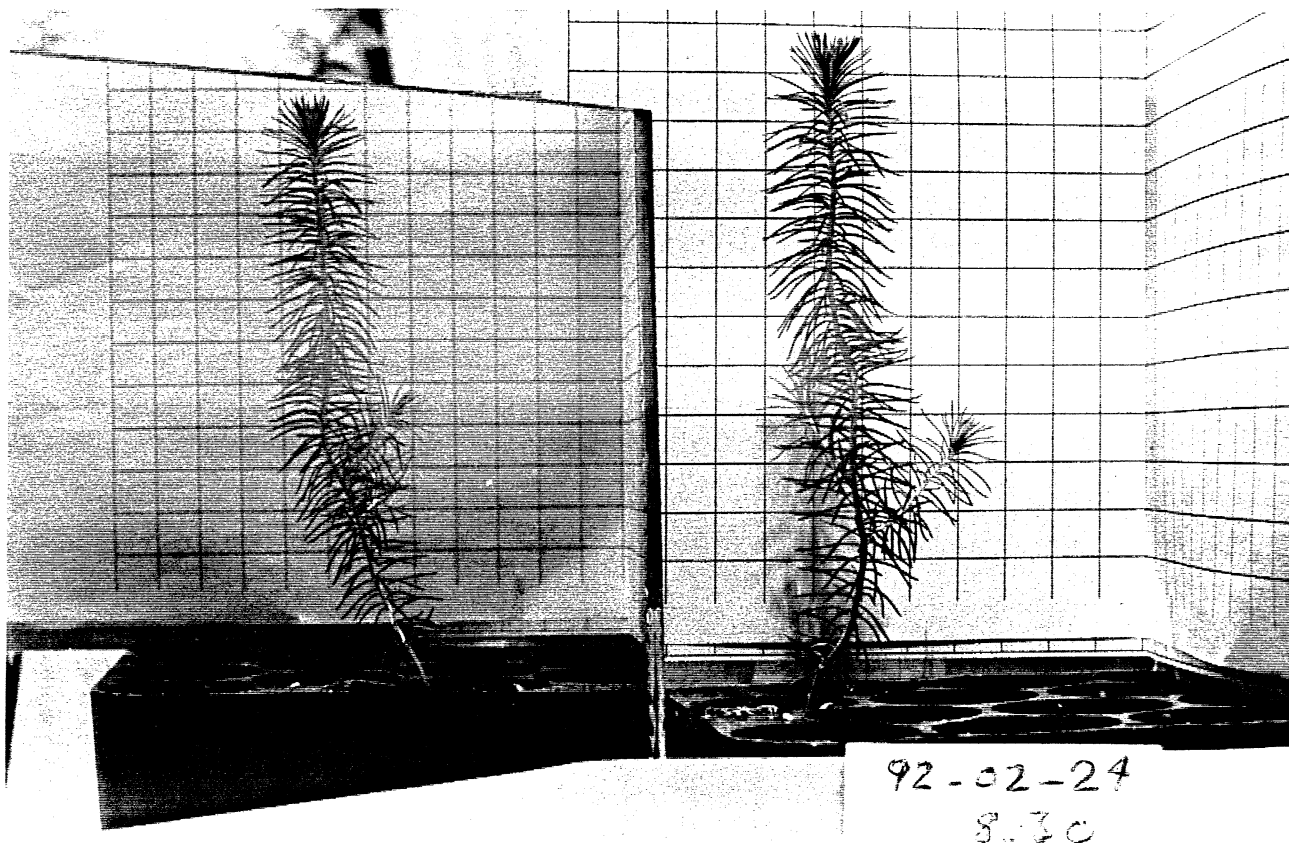
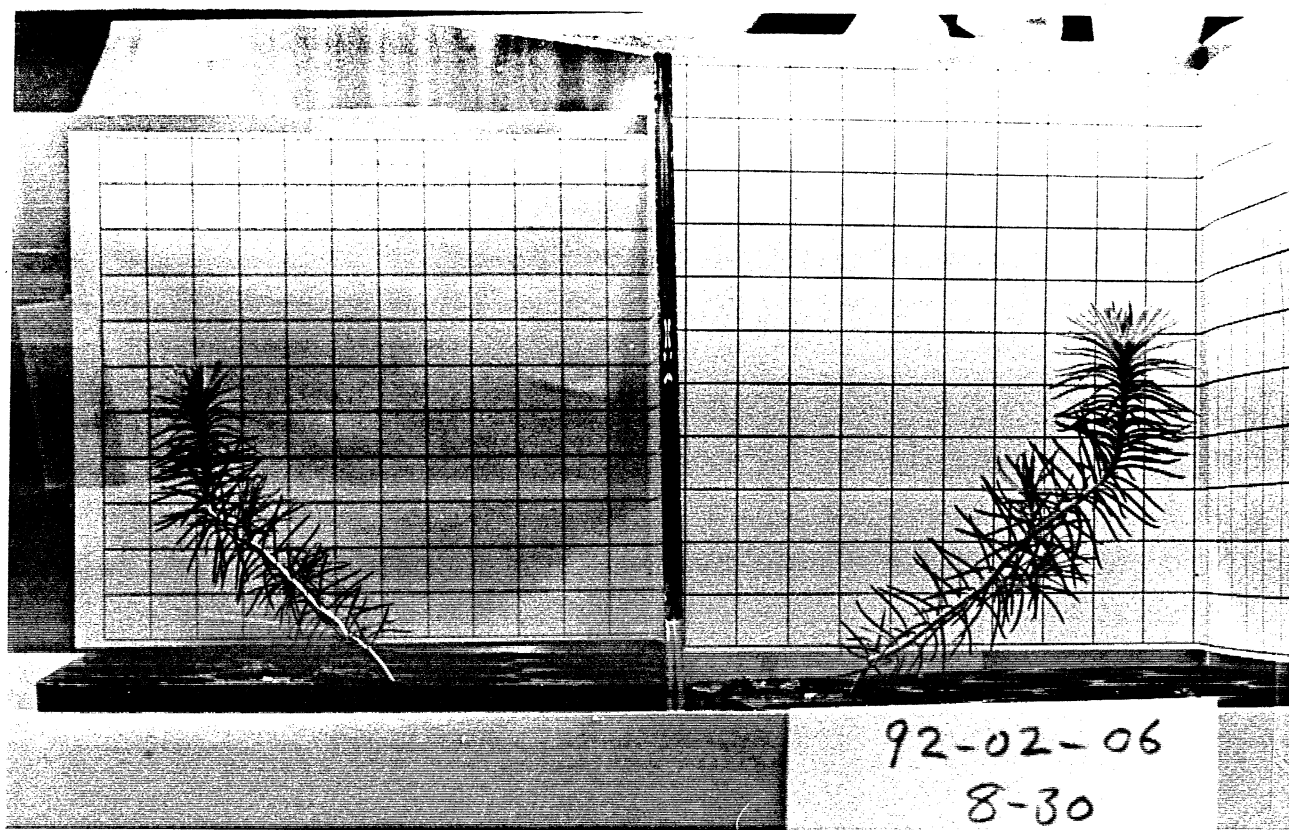


Figure 3: suite

PARTIE II: RETARDER LA CROISSANCE EN LONGUEUR DE LA TIGE POUR RÉDUIRE L'IMPORTANCE DU GAUCHISSEMENT.

Objectifs.

L'utilisation de retardant de croissance chez les conifères a principalement eu pour objectif de limiter le taux d'élongation de la tige, d'induire une dormance plus hâtive des bourgeons et de favoriser un rapport biomasse racinaire/aérienne plus favorable (Ross *et al.* 1983). Weston *et al.* (1980) ont utilisé différents types de retardant de croissance pour traiter de jeunes semis de *Pinus contorta* et *Picea glauca* afin de favoriser une meilleure répartition de biomasse entre la tige et les racines et augmenter la survie après plantation. Certains de ces produits réduisent d'une manière significative la taille des semis sans diminuer pour autant la biomasse.

L'analyse de la croissance des semis d'épinette noire des expériences des années antérieures nous montre que, durant la période de croissance exponentielle en hauteur de la tige, le rapport H/D atteint sa valeur la plus élevée autour de la douzième semaine, ce qui correspond à la période où le taux et la sévérité du gauchissement sont les plus élevés. La verse du semis pourrait donc être associée à un manque de capacité de support de la tige. Il semble alors avantageux d'inhiber la croissance de la tige durant cette période critique pour favoriser un rapport H/D plus faible. Le traitement "idéal" devrait inhiber la croissance en hauteur, favoriser la croissance radiale tout en n'affectant pas la quantité de carbone fixé.

Nos recherches en 1989 et en 1990 ont porté sur l'emploi de quatre retardants de croissance (Cycocel, B-9, A-Rest et Éthrel) utilisés à différentes concentrations et appliqués à deux stades de développement de jeunes semis d'épinette noire et de pin gris cultivés en serre dans des conditions de culture similaires à une production commerciale. L'objectif était de réduire l'impact du gauchissement sur l'épinette noire et favoriser un rapport H/D plus bas chez le pin gris. L'hypothèse sous-jacente pour l'épinette noire était que les retardants diminueraient la croissance en hauteur sans affecter significativement la croissance en biomasse sèche, tout en diminuant l'incidence du gauchissement de la tige chez l'épinette noire. La matière sèche devrait alors se redistribuer dans la tige, avec diminution du rapport H/D.

Un fait important devait toutefois être analysé plus en profondeur et a fait l'objet de la demande de renouvellement 1991-92. Nous avons remarqué que les plants traités et non-traités ne montraient pas tous le même type de développement des bourgeons lors de la période de dormance. De plus, certains plants avaient débourré spontanément durant l'été. Il devenait alors nécessaire d'évaluer les effets de l'utilisation de retardants de croissance à plus long terme en fonction de la capacité des plants à hiverner. Les semis ont donc été conservés à l'extérieur, sur les terrain de l'UQAC, durant l'hiver 1990-91. Deux échantillonnages supplémentaires en avril et juillet 1991 ont été effectués pour évaluer la résistance au froid et la capacité de reprise de la croissance des semis traités avec les divers retardants de croissance.

La méthodologie décrite dans le rapport de l'an dernier est reprise ici avec les quelques modifications mineures qui ont été apportées en cours de route.

Méthodologie.

L'expérience commencée en janvier 1990 se résume de la façon suivante:

Variables:

- a) 2 espèces: épinette noire et pin gris;
- b) témoins et 4 produits: Cycocel ($C_5H_{13}C_{12}N$);
B-9 ($C_6H_{12}N_2O_3$);
A-rest ($C_{15}H_{16}N_2O_2$);
Éthrel ($C_2H_6ClO_3P$);
- c) 2 concentrations: Témoin: inclus dans le dispositif et hors-dispositif;
Cycocel: application foliaire de 2 500 et 5 000 ppm;
B-9: application foliaire de 2 500 et 5 000 ppm;
Éthrel: application foliaire de 100 et 500 ppm;
A-Rest: appliqué directement sur la tourbe à 0,250 et 0,5 mg/semis;
- d) 2 stades d'application: 8 et 12 semaines après le semis;
- e) 4 répétitions.

Facteurs fixes:

- a) Lumière: 18 hres de jour à ≈ 300 lux;
- b) T° jour/nuit: 22/15°C;
- c) CO₂: concentration de l'air ambiant;
- d) Fertilisation: scénario hiver habituel;
- e) Irrigation: au besoin;
- f) Date des traitements de mise en dormance: 17 mai 1990 (16 semaines après le semis).

Dates d'échantillonnage:

6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 24, 30, 64 et 75 semaines après le semis.
4 plants échantillonnés par traitement par date par répétition.

Paramètres mesurés:

- hauteurs et diamètres de l'hypocotyle et de la tige;
- biomasses sèches de la tige, aiguilles et racines;
- nombre de bourgeons et de branches;
- taux de gauchissement et sévérité.

Traitement statistique:

L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour vérifier l'effet de chaque type de retardants de croissance sur chaque espèce à chaque date d'échantillonnage. Les moyennes de chaque paramètre mesuré pour chaque espèce et date d'échantillonnage ont été comparées aux semis témoins par le test de Fisher protégé (Fisher PLSD) à un niveau de signification de 5%. Tous les calculs ont été exécutés à l'aide du logiciel Statview IITM.

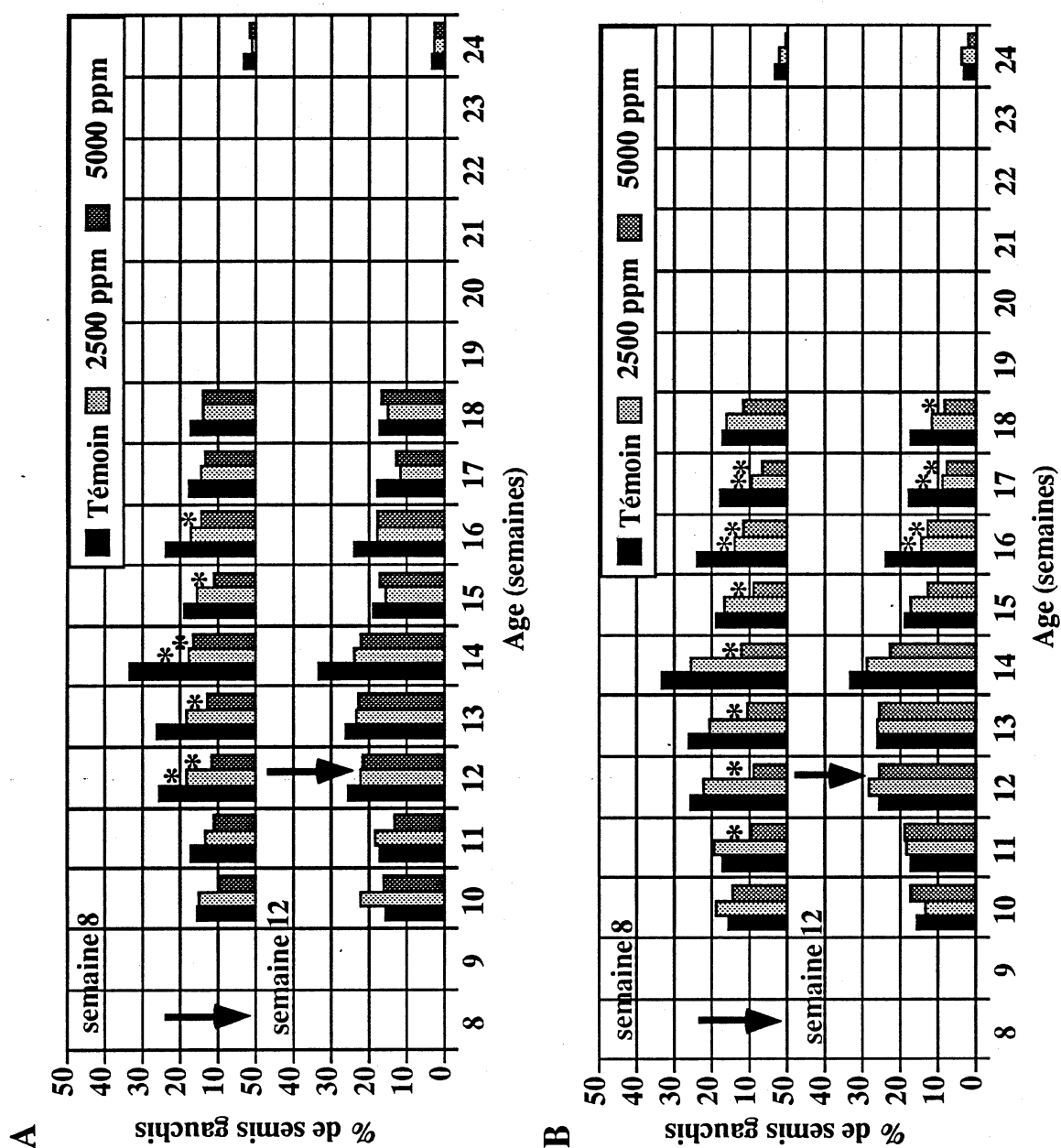
Résultats:

Les résultats présentés à la figure 4 montrent que les différents traitements de retardants de croissance n'ont eu aucune influence significative sur le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire à la fin de la période de lecture, soit à la 24^e semaine après le semis. Pourtant, les mesures de croissance faites sur ces mêmes populations de semis durant la même semaine montrent que certains traitements diminuent significativement le rapport H/D comparativement aux semis témoins, alors que d'autres n'ont aucun effet (tableau 1). Par exemple, les 4 traitements au A-Rest abaissent significativement le rapport H/D des semis traités comparativement aux semis témoins, baisse attribuable principalement à une diminution de la hauteur des tiges. Ce qui signifie qu'une baisse significative du rapport H/D est sans effet sur le taux de gauchissement final. À l'inverse, les taux de gauchissement significativement plus élevés retrouvés lors de la vague de gauchissement des semis traités à l'Ethrel 500 ppm appliqué à la 12^e semaine ne proviennent pas d'un rapport H/D significativement plus élevé durant cette même période (figures 4d et 5). En somme, l'hypothèse voulant que la réduction de la croissance en hauteur de la tige et du rapport H/D suffit à réduire le taux de gauchissement est infirmée par ces résultats. De plus, la condition voulant que l'effet de ces produits ne devait pas affecter la croissance en biomasse des semis traités ne s'est pas vérifiée pour tous les traitements (figure 6). Par exemple, chacun des traitements a réduit la biomasse totale des semis comparativement aux semis témoins à la 24^e semaine après le semis, parfois significativement, parfois non. Les biomasses de toutes les composantes des semis, à savoir les aiguilles, les tiges et les racines, sont réduites plus ou moins proportionnellement par rapport à la réduction de la biomasse totale.

Le traitement B-Nine 5 000 ppm à la 8^e semaine est le traitement qui réduit le plus le taux de gauchissement. Le nombre de semis gauchis est significativement réduit par ce traitement à partir de la 11^e semaine après le semis jusqu'à la 17^e semaine. Le taux de gauchissement final pour les traitements B-nine 5 000 ppm à la 8^e semaine n'est plus que de 0.4% par rapport à 3.1% pour les semis témoins (figure 4a), réduction qui ne s'avère toutefois pas significative au plan statistique. Le traitement qui a le plus fait gauchir les semis, l'Ethrel 500 ppm à la 12^e semaine, n'est pas celui qui donne les semis aux rapports H/D les plus élevés.

Des semis ayant débouré spontanément durant l'été 1990 et un tel débourèvement pouvant diminuer leur capacité à survivre à l'hiver, il était important de vérifier l'état des semis après l'hivernement. À l'été 1991, soit 76 semaines après le semis, tous les plants traités et témoins s'étaient développés normalement (tableau 2). Cependant, il n'y a plus de traitements avec des semis significativement moins hauts. Trois traitements au Cycocel et deux autres à l'Ethrel donnent même des semis qui développent une pousse annuelle significativement plus élevée que les semis témoins. En fait, tous les traitements sauf un ont provoqué une pousse annuelle plus longue que les semis témoins, à tel point que le rapport H/D du témoin est l'un des plus petits. Plus aucun traitement n'influence de façon significative la biomasse sèche totale.

En plus de l'épinette noire, des populations de semis de pin gris ont aussi été traitées de la même façon. Les informations relatives à ces populations sont données à titre informatif, puisqu'elles ne font pas l'objet du présent travail. Pour nous, cependant, ces informations sont importantes en ce sens qu'elles permettent de comparer deux espèces entrées elles en ce qui a trait à leur réponse à une application de retardants de croissance. L'intérêt d'utiliser de tels produits avec une espèce comme le pin gris tient au fait qu'il pourrait favoriser l'obtention d'un rapport H/D plus petit à la livraison, donc des semis plus robustes. À la 76^e semaine après le semis, les résultats indiquent que tous les traitements au A-Rest ont réduit significativement la hauteur de la pousse annuelle, donc la hauteur totale, la conséquence étant toutefois une réduction significative des biomasses sèches des tiges et totales par rapport aux semis témoins (tableau 3).



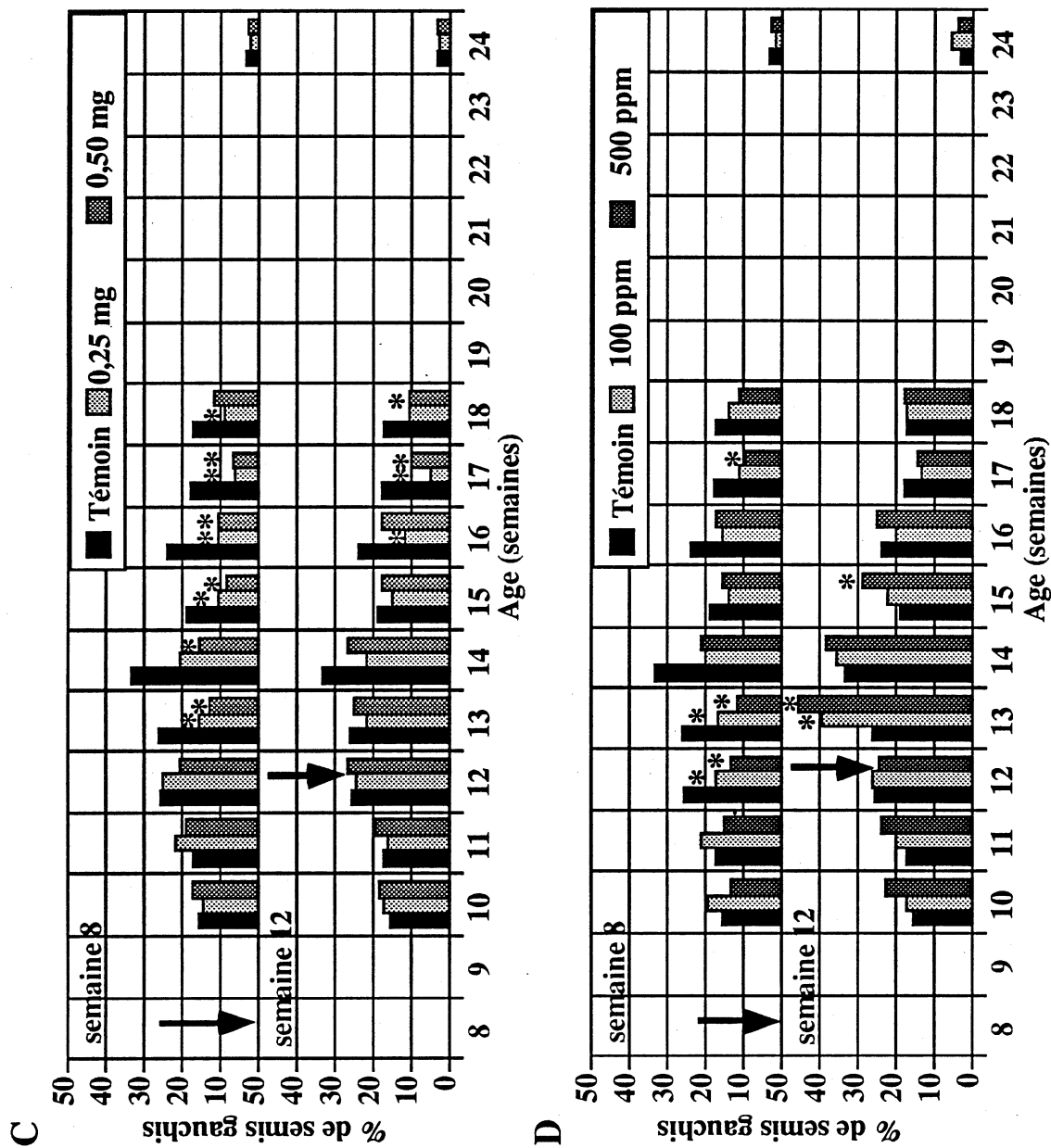


Tableau 1. Mesures de croissance des semis d'épinette noire traités avec différents retardants de croissance lors de l'échantillonnage du 10 juillet 1990 (après 24 semaines de croissance). Les valeurs suivies d'un astérisque sont significativement différentes du témoin ($P \leq 0,05$).

Produits	Traitements		Hauteur (mm)	Diamètre (mm)	H/D (cm/mm)	Biomasse anhydre		
	Concentrations	(sem.)				Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tige (mg)
Témoin	-	-	178	2,16	8,33	442	494	306
Cycocel	2500 ppm	8	179	2,14	8,45	398	508	308
Cycocel	5000 ppm	8	176	2,07	8,47	361*	432	272
Cycocel	2500 ppm	12	185	2,04	9,10	339*	417*	277
Cycocel	5000 ppm	12	156*	1,98	7,93	344*	352*	220*
B-Nine	2500 ppm	8	182	2,10	8,72	354*	480	308
B-Nine	5000 ppm	8	155*	1,93*	8,14	317*	424	236*
B-Nine	2500 ppm	12	162*	1,98*	8,21	382	468	263*
B-Nine	5000 ppm	12	158*	2,00*	8,09	366*	529	264*
A-Rest	0,25 mg/semis	8	137*	2,01	6,83*	378	469	227*
A-Rest	0,50 mg/semis	8	126*	1,94*	6,55*	371*	459	203*
A-Rest	0,25 mg/semis	12	148*	1,97*	7,57*	383	499	218*
A-Rest	0,50 mg/semis	12	136*	1,82*	7,50*	340*	414	189*
Éthrel	100 ppm	8	184	2,06	9,01	396	470	305
Éthrel	500 ppm	8	168	2,12	7,99	375*	416	265
Éthrel	100 ppm	12	175	1,98	8,99	329*	451	293
Éthrel	500 ppm	12	180	2,10	8,62	361*	460	328

Note: Une analyse de variance (ANOVA) a été exécutée en regroupant les traitements par type de retardant de croissance en incluant le témoin. Lorsque l'analyse était significative à $P \leq 0,05$ à l'intérieur du groupe, les combinaisons date d'application-concentration étaient comparées au témoin en utilisant le test LSD de Fisher ($P \leq 0,05$). Les valeurs de hauteur et de diamètre représentent la moyenne de 16 semis et les biomasses, la moyenne de 8 semis.

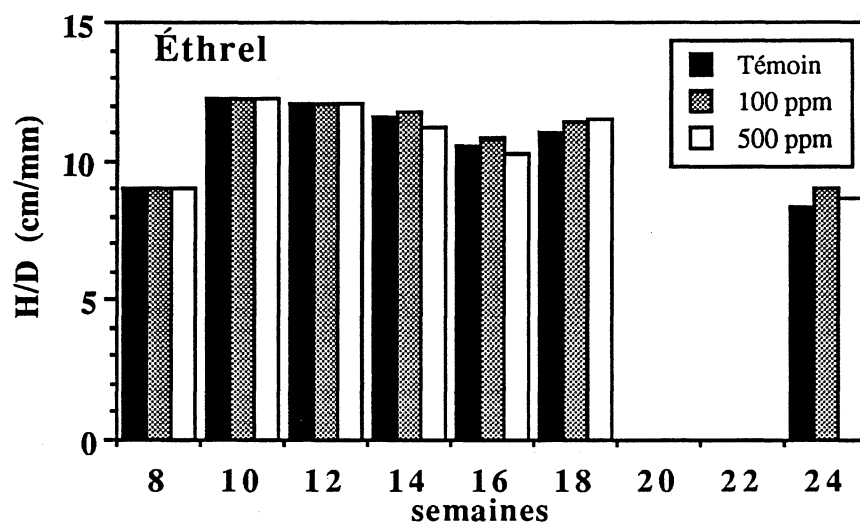


Figure 5. Évolution du rapport hauteur:diamètre (H/D) des semis d'épinette noire traités 12 semaines après le semis avec 100 ou 500 ppm d'Éthrel. Chaque valeur représente la moyenne de 16 semis.

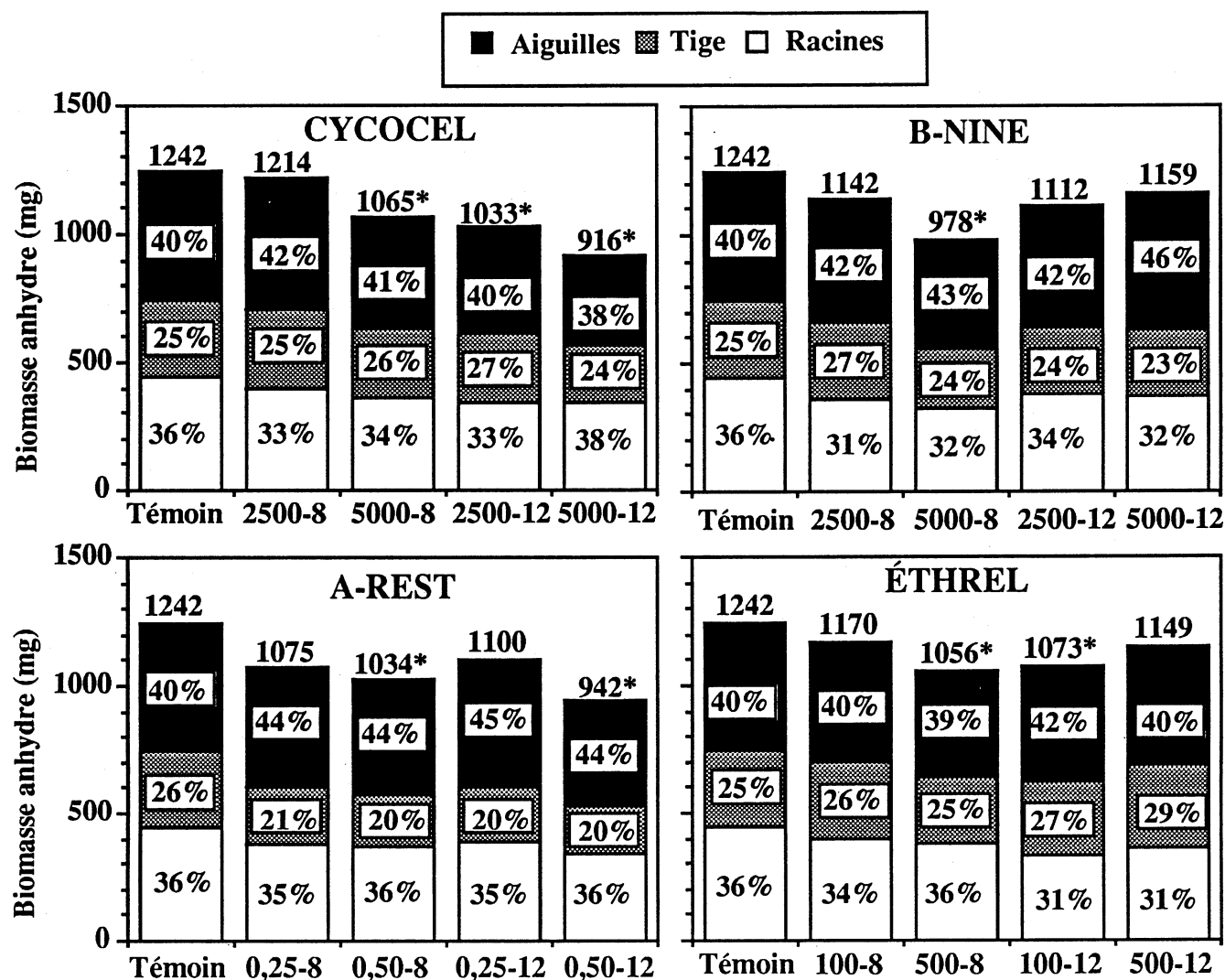


Figure 6. Répartition de la biomasse anhydre entre les racines, la tige et les aiguilles chez les semis d'épinette noire après 24 semaines de croissance (10 juillet 1990). La valeur de chaque biomasse représente la moyenne d'un échantillon de 8 semis.

Tableau 2. Mesures de croissance des semis d'épinette noire traités avec différents retardants de croissance lors de l'échantillonnage du 8 juillet 1991 (76 semaines après le semis). Les valeurs suivies d'un astérisque sont significativement différentes du témoin ($P \leq 0,05$).

Produits	Traitements		Hauteur totale (mm)	Pousse annuelle (mm)	Diamètre (mm)	H/D (cm/mm)	Biomasse anhydre		
	Concentrations	(sem.)					Racines (mg)	Aérienne (mg)	Totale (mg)
Témoin	-	-	339	165	3,65	9,4	1107	2441	3548
Cycocel	2500 ppm	8	363	182	3,58	10,2	1089	2664	3753
Cycocel	5000 ppm	8	363	200*	3,43	10,8*	870	2336	3206
Cycocel	2500 ppm	12	381	199*	3,48	11,2*	958	2418	3376
Cycocel	5000 ppm	12	362	203*	3,42	10,7*	876	2316	3192
B-Nine	2500 ppm	8	344	158	3,66	9,4	975	2504	3479
B-Nine	5000 ppm	8	360	192	3,54	10,2	944	2618	3562
B-Nine	2500 ppm	12	349	188	3,48	10,3	927	2456	3383
B-Nine	5000 ppm	12	326	175	3,33	10,0	884	2257	3141
A-Rest	0,25 mg/semis	8	328	188	3,46	9,6	955	2265	3220
A-Rest	0,50 mg/semis	8	310	177	3,31	9,5	953	2180	3133
A-Rest	0,25 mg/semis	12	322	170	3,53	9,2	1051	2204	3254
A-Rest	0,50 mg/semis	12	318	172	3,48	9,3	924	2206	3131
Éthrel	100 ppm	8	355	174	3,47	10,5	961	2387	3348
Éthrel	500 ppm	8	375	205*	3,46	11,0*	1060	2867	3927
Éthrel	100 ppm	12	369	194	3,56	10,6*	920	2396	3316
Éthrel	500 ppm	12	383	213*	3,32	11,7*	809*	2353	3162

Note: Une analyse de variance (ANOVA) a été exécutée en regroupant les traitements par type de retardant de croissance en incluant le témoin. Lorsque l'analyse était significative à $P \leq 0,05$ à l'intérieur du groupe, les combinaisons date d'application-concentration étaient comparées au témoin en utilisant le test LSD de Fisher ($P \leq 0,05$). Les valeurs de hauteur et de diamètre représentent la moyenne de 16 semis et les biomasses, la moyenne de 8 semis.

Tableau 3. Mesures de croissance des semis de pin gris traités avec différents retardants de croissance lors de l'échantillonnage du 8 juillet 1991 (76 semaines après le semis). Les valeurs suivies d'un astérisque sont significativement différentes du témoin ($P \leq 0,05$).

Produits	Traitements		Hauteur totale (mm)	Pousse annuelle (mm)	Diamètre (mm)	H/D (cm/mm)	Biomasse anhydre		
	Concentrations	(sem.)					Racines (mg)	Aérienne (mg)	Totale (mg)
Témoin	-	-	427	203	4,21	10,2	1205	3478	4683
Cycocel	2500 ppm	8	416	206	4,03	10,4	1049	3129	4178
Cycocel	5000 ppm	8	425	221	3,85*	11,3	881*	2716*	3597*
Cycocel	2500 ppm	12	437	201	4,41	9,9	1077	3465	4543
Cycocel	5000 ppm	12	402	190	3,85	10,6	969*	2642*	3610*
B-Nine	2500 ppm	8	444	211	4,35	10,4	1070	3494	4565
B-Nine	5000 ppm	8	409	207	4,05	10,3	1016	3073	4089
B-Nine	2500 ppm	12	384	169*	3,87	10,0	1019	2789	3809
B-Nine	5000 ppm	12	410	184	4,05	10,3	1071	3029	4100
A-Rest	0,25 mg/semis	8	300*	151*	3,54*	8,5*	1111	2165*	3276*
A-Rest	0,50 mg/semis	8	292*	149*	3,53*	8,2*	1072	2121*	3193*
A-Rest	0,25 mg/semis	12	363*	170*	3,76*	9,8	1088	2582*	3670*
A-Rest	0,50 mg/semis	12	315*	134*	3,58*	8,8*	1068	2228*	3296*
Éthrel	100 ppm	8	448	199	4,19	10,7	1058	3479	4537
Éthrel	500 ppm	8	451	219	4,08	11,2	892*	3164	4056
Éthrel	100 ppm	12	441	207	4,03	11,1	996*	3084	4080
Éthrel	500 ppm	12	442	215	4,38	10,2	1117	3764	4881

Note: Une analyse de variance (ANOVA) a été exécutée en regroupant les traitements par type de retardant de croissance en incluant le témoin. Lorsque l'analyse était significative à $P \leq 0,05$ à l'intérieur du groupe, les combinaisons date d'application-concentration étaient comparées au témoin en utilisant le test LSD de Fisher ($P \leq 0,05$). Les valeurs de hauteur et de diamètre représentent la moyenne de 16 semis et les biomasses, la moyenne de 8 semis.

Conclusions:

L'option retardants de croissance ne semble donc pas être celle à retenir pour réduire le taux de gauchissement de l'épinette noire. Leurs effets sont relativement limités en ce qui a trait à la réduction de la croissance en longueur de la tige des semis, rejoignant en ce sens les conclusions de deux autres études québécoises récentes à ce sujet (Lord et Morissette 1990; Parent 1991), alors que leurs effets sur le taux de gauchissement, qu'il y ait ou non réduction de la croissance en longueur, semble plus aléatoire qu'autre chose.

De plus, les retardants de croissance ont un effet résiduel non-négligeable sur la croissance en hauteur l'année suivant les traitements. Chez l'épinette noire, un effet de stimulation de l'allongement de la pousse de deuxième année a été retrouvé chez plusieurs populations de semis traités aux retardants de croissance, ce qui venait annuler, s'il y avait lieu, l'inhibition de la croissance en hauteur provoquée par ces produits durant la première année

Pour le pin gris, l'obtention de semis ayant un rapport H/D plus bas au moment de la livraison ne s'est vérifiée que pour les semis traités au A-Rest. Ces semis avaient moins de 75% de la hauteur des semis témoins. Cependant, ce résultat a été obtenu au détriment de la croissance en biomasse, particulièrement celle de la partie aérienne. Contrairement à l'épinette noire, la croissance de la pousse de deuxième année est encore inhibée.

L'utilisation de produits comme les retardants de croissance en production de semis en récipients apparaît donc comme une opération risquée. Les conséquences de leur application sont difficilement prévisibles en terme de croissance en hauteur ou en biomasse, et elles varient selon l'espèce et le moment d'application. La marge de manoeuvre lors de l'emploi de ces produits à risque est particulièrement limitée. Qui plus est, l'effet recherché, soit une réduction du taux de gauchissement chez l'épinette noire ou une amélioration du rapport H/D chez le pin gris, ne se produit pas nécessairement.

Enfin, tel qu'indiqué par certains de nos travaux antérieurs, ces résultats viennent confirmer une fois de plus que la seule réduction de la longueur de la tige des semis d'épinette noire n'est pas garante d'une réduction significative du taux de gauchissement de ces mêmes semis. La même conclusion s'applique pour l'amélioration du rapport H/D chez chacune des deux espèces étudiées.

PARTIE III: INTERACTION GAUCHISSEMENT-ÉTHYLÈNE

Objectifs:

Nous avons évalué l'hypothèse que le gauchissement de la tige de l'épinette noire est causé par des conditions stressantes au niveau des racines, entraînant ainsi une augmentation de la concentration en éthylène dans la tige. Cette expérience visait à déterminer si un manque d'oxygénation racinaire résultant d'une irrigation trop abondante entraînait un métabolisme élevé de l'éthylène et un gauchissement plus marqué de la tige. À l'été 1990, nous avons cultivé en hydroponie des semis d'épinette noire en contrôlant la concentration en oxygène fournie au système racinaire. Cette expérience a été reprise à l'automne 1990 pour valider certains résultats. Nous présentons ici les résultats finaux de cette expérience. Le titre plus précis de la section serait: "Effet d'un déficit en oxygène au niveau racinaire sur la croissance et le métabolisme de l'éthylène chez des jeunes semis d'épinette noire et de pin gris".

Introduction

L'irrigation et le gauchissement.

Certains travaux montrent que l'incidence du gauchissement de la tige de l'épinette noire est plus forte lorsque l'irrigation du substrat est excessive. Ainsi, Bissonnette (1987) a étudié plusieurs régimes d'irrigation en tenant compte de la fréquence d'arrosage et de la quantité d'eau apportée au milieu de culture. Les parcelles où la quantité d'eau par rapport aux besoins des semis étaient excessives avaient les taux de gauchissement les plus élevés et les défauts les plus sévères.

Un bon contrôle de l'irrigation est essentiel pour produire des semis d'excellente qualité. Langlois et Carrier (1985) suggèrent que le poids total de l'eau dans le substrat devrait représenter entre 40 et 50% du poids total de l'eau contenu dans celui-ci lorsqu'il est saturé. Cependant, le contrôle de l'irrigation dépend de facteurs si nombreux qu'il échappe souvent aux producteurs. En théorie, on devrait adapter l'arrosage aux besoins de la culture mais en pratique, ce sont les semis qui doivent s'adapter aux disponibilités hydriques du milieu, compte tenu des variations que subit la teneur en eau au cours d'une saison de croissance (Gonzalez et D'Aoust 1990).

La problématique étudiée concerne les stress occasionnés par l'hypoxie du système racinaire. La question qui est posée est de savoir si les stress occasionnés par l'hypoxie des racines résultant de l'inondation du sol influencent le patron de gauchissement des semis d'épinette noire. Ce sujet déborde le seul champ de la production de semis puisque les plantations en forêt sont susceptibles elles aussi d'être inondées durant des périodes plus ou moins longues. Il est donc important de connaître la tolérance de nos principales espèces forestières à l'inondation du sol et les mécanismes d'adaptation qui permettent leur survie face aux stress engendrés par l'anaérobiose du système racinaire.

L'inondation du sol et le déficit en oxygène.

La conséquence la plus directe de l'inondation du sol ou du substrat de culture est le déficit en oxygène qu'elle entraîne au niveau des racines. Un sol ou un substrat de culture bien constitué contient une quantité plus ou moins grande de pores où l'atmosphère diffuse; les pores plus grands que 10-60 μm ne retiennent pas l'eau et sont donc remplis de gaz. Ainsi, dans les sols bien structurés ou bien drainés, les racines des plantes sont en contact avec une atmosphère qui a une pression partielle en oxygène virtuellement semblable à celle de l'air

(20,9 kPa). Après une forte pluie ou une irrigation excessive, dans un sol peu structuré ou se drainant difficilement, la majorité des pores se remplissent d'eau et l'oxygène dissous est rapidement consommé par les racines et les microorganismes du sol. La présence même de l'eau empêche la diffusion ultérieure de l'oxygène de l'air au sol; celui-ci est alors décrit comme étant détrempé (Drew 1990). S'il n'y a pas d'oxygène moléculaire disponible, le déficit en oxygène est appelé anoxie et la respiration passe de l'aérobie à l'anaérobie. Si l'oxygène moléculaire est présent mais à un niveau sous la normale, les conditions sont dites hypoxiques (Levitt 1980).

Souvent, l'anaérobiose est sous-estimée dans les sols pourtant bien drainés où les produits de la respiration anaérobique s'accumulent dans un environnement en apparence bien aéré. Il existe dans les milieux de texture fine irrigués à la capacité de champ des microsites anaérobiques; si l'oxygène diffuse rapidement à travers les macropores, sa diffusion au centre des agrégats fins saturés en eau sera par contre beaucoup plus lente. Le contenu en oxygène dans les sites où il y a une demande respiratoire chutera donc rapidement devenant de ce fait anaérobique (Fitter et Hay 1987).

Lorsque le sol devient saturé en eau, le métabolisme et la croissance des racines sont le plus souvent inhibés bien avant que l'oxygène dissous dans l'eau ne soit épuisé. Quand la pression partielle en oxygène diminue d'une manière appréciable, sous une certaine valeur critique, certaines cellules, présumément celles loin de l'épiderme, deviennent déficientes en oxygène et le tissu est alors décrit comme étant hypoxique. La pression partielle en oxygène de la solution n'a de ce fait que peu de rapport avec la pression partielle en oxygène à l'intérieur de la racine (Drew 1990). Vartapetian (1970) a utilisé une technique polarographique pour mesurer simultanément la concentration en oxygène dans les racines de courge et dans la solution nutritive où elles baignaient; quelques minutes seulement après l'arrêt de l'aération du milieu, tout l'oxygène de la masse racinaire avait été consommé, tandis que 80% de l'oxygène présent initialement dans l'eau était encore en solution. La viabilité des racines de plants de maïs (*Zea mays*) ne dépasse pas 24 heures à 25°C en anaérobie; cependant, un préconditionnement préalable en hypoxie (4% d'oxygène) pendant 18 heures permet d'allonger la viabilité à 96 heures (Johnson *et al.* 1989).

Réponses physiologiques des plantes au déficit en oxygène.

L'inondation du sol et l'anaérobiose du système racinaire ont des effets secondaires multiples sur différents aspects de la physiologie des végétaux. L'assimilation et la translocation des sucres, le statut hydrique, l'assimilation des éléments minéraux et la biosynthèse de nombreux métabolites dont les régulateurs de croissance sont tous affectés par ces conditions. Celles-ci induisent aussi la synthèse de nombreux produits phytotoxiques pour la plante (Kozlowski 1984). Tous ces éléments entraînent une réduction de la croissance, la sénescence et éventuellement la mort du plant si l'inondation se prolonge.

Les plantes inondées montrent une diminution rapide de leur taux de photosynthèse. Cette diminution est causée par la fermeture des stomates puisque celle-ci est suivie de près par une réduction de la transpiration; si l'inondation du sol se poursuit, la capacité photosynthétique est elle aussi affectée par la modification des enzymes de carboxylation, la diminution du contenu en chlorophylle du feuillage, la sénescence des feuilles, l'abscission de même que la diminution de la surface foliaire et de la translocation des produits photosynthétiques (Kozlowski et Pallardy 1984). Lors d'une inondation de courte durée, les semis de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) et d'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) ont montré une diminution de moitié du taux net d'assimilation photosynthétique, tandis que les semis de pin d'Écosse (*Pinus silvestris* L.), une espèce poussant aussi dans les dépressions humides inondées, conservaient le même taux de photosynthèse (Zaerr 1983).

Le maintien d'un taux de photosynthèse positif tout au long de l'inondation et la récupération partielle de l'activité stomatale et la photosynthétique après le drainage peuvent expliquer la tolérance de certaines espèces vis à une inondation de courtes durées. Ainsi, des semis de copalme (*Liquidambar styraciflua* L.) montrent une diminution significative de la transpiration et de la photosynthèse lorsque le sol est inondé; cependant, les stomates s'ouvrent partiellement trois jours après le début de l'inondation et le taux de photosynthèse nette se maintient à 46% du taux mesuré avant l'inondation (Pezeshki et Chambers 1985). Par contre, chez une espèce peu tolérante comme le poivron (*Capsicum annuum* L.), les stomates se ferment très rapidement peu après le début de l'inondation. La photosynthèse chute simultanément et la récupération est faible même après le drainage du sol (Pezeshki et Sundstrom 1988).

Les lésions dues à l'inondation sont souvent attribuées à une perte nette en eau de la tige induite par l'augmentation de la résistance au passage de l'eau dans les racines (Levitt 1980). Lorsque la concentration en CO₂ augmente ou celle en O₂ diminue, il y a diminution de l'absorption de l'eau. Cette réduction résulte largement de la diminution de l'absorption passive de l'eau causée par des changements au niveau du protoplasme et de la membrane cytoplasmique; la résistance au passage de l'eau à travers le cortex racinaire augmente ce qui entraîne ultérieurement la dessiccation de la tige et la fermeture des stomates (Kozlowski et Pallardy 1984).

Le premier effet secondaire possible de l'inondation est le lessivage des éléments minéraux ou des métabolites intermédiaires dans les racines. Ceci est causé par le grand volume d'eau dans lequel elles sont immergées, de même que par la diminution de l'assimilation active des ions et la moindre disponibilité des éléments minéraux. Ce dernier effet est une conséquence de la réduction des ions solubles résultant de la diminution du potentiel d'oxydo-réduction du sol (Levitt 1980). La concentration en azote dans les tissus est généralement réduite par l'inondation et le contenu total en azote dans les tissus décline. Les pertes sont dues à la dénitrification résultant de l'utilisation de l'azote par les micro-organismes comme accepteur terminal d'électrons et par la diminution de l'assimilation résultant des effets de la faible tension en oxygène dans les racines. Les feuilles montrent des signes de chlorose et la sénescence est accélérée chez les plus vieilles feuilles suite à la remobilisation de l'azote des vieilles feuilles vers les plus jeunes. L'assimilation du potassium et du phosphore est aussi réduite suite à la diminution de l'assimilation. L'inondation a un effet moins prononcé sur le calcium et le magnésium. Par contre, le sodium augmente puisque son exclusion par les racines devient moins efficace. La quantité de fer et de manganèse disponible augmente dans le sol, mais le contenu tissulaire diminue (Kozlowski et Pallardy 1980). Selon Levitt (1980), la diminution de la croissance résulterait de la diminution de l'apport minéral. La culture en hydroponie de semis de *Pinus serotina*, *Pinus clausa* et *Pinus taeda* montre par ailleurs que les carences en azote, potassium, phosphore, fer et manganèse ne résultent pas de la faible disponibilité de ces ions mais bien de la diminution de l'assimilation par les racines (Topa et McLeod 1986b). Cependant, il est impossible de déterminer si la diminution de l'assimilation décroît en raison de la réduction de la surface racinaire disponible pour l'absorption ou bien en raison de la réduction de l'efficacité de l'assimilation elle-même.

Tous ces facteurs affectent la croissance des végétaux. Suite à l'inondation du sol, l'allongement de la tige de même que l'initiation et l'expansion des feuilles sont inhibés. La diminution du rapport de la biomasse des racine sur la tige est le résultat de la diminution de croissance plus marquée des racines par rapport à la partie aérienne, ce qui prédispose le plant à l'assèchement lorsque le sol se draine ultérieurement.

Mécanismes de tolérance à l'hypoxie racinaire.

La réponse à l'inondation varie énormément entre les espèces et dépend de leur constitution génétique, de l'âge, de la propriétés de l'eau et la durée de l'inondation. En règle générale, les angiospermes sont plus tolérants à l'inondation que les gymnospermes...La résistance aux stress induits par le déficit en oxygène peut prendre soit la forme de traits de tolérance ou bien d'évitement. D'après Levitt (1980), certaines plantes s'adaptent au déficit en oxygène puisqu'elles possèdent une tolérance intrinsèque à l'accumulation de toxines ou bien elles évitent l'accumulation de ces toxines par la diminution générale du métabolisme (dormance), l'élimination des voies métaboliques produisant les toxines (maintien de l'appareil aérobie, remplacement de la glycolyse par PPP) ou le contrôle des réactions spécifiques produisant ces toxines (inhibition des enzymes produisant les toxines, induction d'enzymes métabolisant les toxines, inhibition de la synthèse des précurseurs des toxines).

Les plantes évitent aussi le stress d'un déficit en oxygène dans le milieu racinaire en transportant l'oxygène de l'atmosphère aux racines via des espaces intercellulaires. Les espaces intercellulaires remplis de gaz et connectés longitudinalement sont formés par la séparation des cellules (origine schizogénique) ou le bris des cellules (origine lysogénique) du cortex de la tige ou du péricycle des racines qui forment des régions lacunaires appelées aérénchymes. Ces structures permettent la survie et la croissance des racines en permettant la diffusion de l'O₂. Chez les plantes mésophytes, si la formation d'aérénchymes est absente dans les conditions de bonne aération mais est stimulée lorsque la pression partielle en O₂ est réduite. Le stimulus semble être l'éthylène puisqu'en hypoxie, la formation de l'éthylène est stimulée, alors qu'en anoxie la formation d'aérénchyme est stoppée de même que la production d'éthylène (Jackson 1985).

L'excès d'eau dans l'environnement influence indirectement la quantité d'éthylène dans les tissus de la plante en changeant le taux de biosynthèse de l'éthylène en réponse à la déoxygenation partielle ou totale amenée par l'eau stagnante. L'eau qui isole la plante de l'oxygène atmosphérique ont aussi pour effets de trapper l'éthylène puisque le coefficient de diffusion de ce gaz est 10 000 fois plus faible dans l'eau que dans l'air. De plus, l'éthylène produit par les racines peut aussi être enrichie par la production des microorganismes anaérobiques présent dans le sol (Jackson 1985).

Le cycle de la biosynthèse de l'éthylène est maintenant bien connu (figure 7). La méthionine est le précurseur de l'éthylène. Cet acide aminé est convertie en présence de l'ATP en un intermédiaire de l'éthylène, le S-adénosylméthionine (SAM) et en 5-méthylthioribose (MTR) qui recycle le groupement CH₃S. Le SAM est lui-même converti en un deuxième intermédiaire, l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC). L'ACC est à son tour transformé en éthylène par un complexe enzymatique (EFE) où l'oxygène joue le rôle de cofacteur (Yang et Hoffman 1984). La voie biosynthétique de l'éthylène est donc totalement dépendante de la présence de l'oxygène. Dans les racines de plantes inondées, la conversion de l'ACC en éthylène est bloquée par l'anoxie, cette situation stimule plutôt que ne supprime la formation de l'ACC à partir de la méthionine (Bradford et Yang 1980) et ce, même si la conversion de la méthionine en SAM requière de l'ATP qui doit être fourni par la respiration (Jackson 1985).

Dans les plants de tomates (*Lycopersicon esculentum* Mill.), lorsque le sol est inondé, l'ACC s'accumule dans les racines puis est transporté de celles-ci vers la tige par le flux de transpiration via la vascularisation racine-tige où en présence d'oxygène, il est converti en éthylène ce qui explique les quantités anormalement élevées d'éthylène observées après 24-72 heures d'inondation. L'épinastie des feuilles chez différentes espèces de Rumex (*Rumex crispus* L., *palustris* Sm. et *acetosa* L.) suite à l'inondation est aussi fortement corrélée à

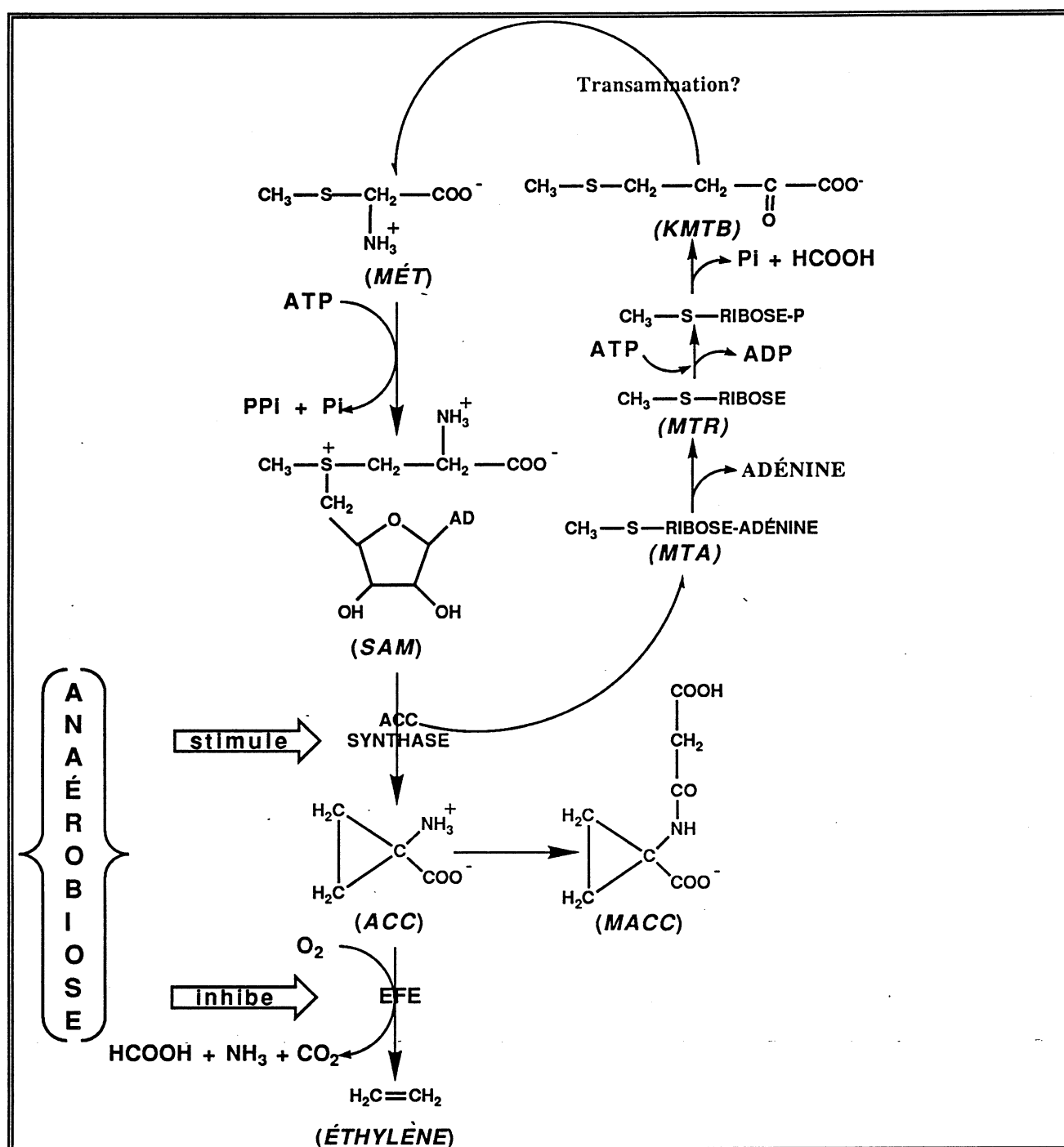


Figure 7. Voie biosynthétique de l'éthylène. L'anaérobiose résultant de l'inondation du sol stimule la production d'ACC en augmentant l'activité de l'ACC-synthase. Par contre, elle inhibe la formation de l'éthylène, l'oxygène étant un cofacteur essentiel au complexe enzymatique EFE qui convertit l'ACC en éthylène.

l'élévation de la concentration interne en ACC et à l'augmentation de l'activité de l'EFE de la tige (Voeselek *et al.* 1990).

Lorsque le bas de la tige de plants de tournesol (*Helianthus annuus* L.) est submergé dans l'eau, l'activité de la cellulase est stimulée, ce qui favorise le développement d'aérenchymes (Kawase 1979). Chez des plants de tournesol, de tomate et de saule fragile (*Salix fragilis* L.), les aérenchymes lysogéniques se développent dans le cortex des racines et la section immergée de la tige après seulement cinq jours d'inondation (Kawase et Whitmoyer 1980). L'application locale d'éthylène exogène sur la tige de tournesol, de tomate et de haricot (*Phaseolus vulgaris*) induit pareillement une augmentation de l'activité de la cellulase et l'apparition d'aérenchymes (Kawase 1981). L'apparition d'espaces intercellulaires permettant la diffusion de l'air dans les racines a aussi été observée chez différentes espèces de pin comme chez *Pinus serotina* Michx. et *Pinus taeda* L. (Topa et McLeod 1986c, 1988; McKevlin *et al.* 1987) après inondation du sol.

En plus des aérenchymes, une hypertrophie du tronc, juste au-dessus de la zone immergée, le développement de lenticelles hypertrophiées et l'apparition de racines adventives ont aussi été observés chez le chêne à gros glands (*Quercus macrocarpa* Michx.) (Tang et Kozlowski 1982a), le platane d'occident (*Platanus occidentalis* L.) (Tang et Kozlowski 1982b) et l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) (Angeles *et al.* 1986). Ces structures permettraient une meilleure diffusion de l'oxygène de l'atmosphère aux racines via les lenticelles et les aérenchymes. Chez des plantules inondées d'orme d'Amérique, de *Melaleuca quinquenervia*, de frêne rouge (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), d'eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis* et *globulus*), l'inondation stimule la production d'éthylène dans la partie immergée du tronc (Tang et Kozlowski 1984); le même phénomène a aussi été observé chez le platane d'occident (Tang et Kozlowski 1982b). Chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis*), Yamamoto *et al.* (1987) ont observé un gradient décroissant de la concentration interne de l'éthylène de la base au sommet de la tige.

Si l'épinette noire s'accommode d'une grande variété de sol et de condition de drainage qui vont de la tourbière à sphaigne aux pentes et terrains bien drainés, le pin gris par contre est limité aux terrasses sablonneuses bien drainées. Ahlgren et Hansen (1957) ont étudié les effets de l'inondation sur la survie et la reprise de croissance après drainage de peuplements naturels. L'épinette noire montrait une bonne tolérance à une inondation de 48 jours tandis que le pin gris était intolérant à une inondation prolongée mais pouvait tolérer une inondation de courte durée. Peu de travaux ont été entrepris sur les mécanismes d'adaptation à l'inondation de l'épinette noire et du pin gris. Les travaux antérieurs ont porté surtout sur la croissance et la nutrition minérale (Zincan *et al.* 1974), le développement racinaire (Levan et Riha 1986) ou les changements hydriques suite à l'inondation du sol (Grossnickle 1987). Tang et Kozlowski (1983) mentionnent par ailleurs que l'hypoxie racinaire chez de jeunes semis de pin gris stimule l'émission d'éthylène dans la partie submergée de la tige mais ne provoque pas l'apparition de lenticelles hypertrophiées ni de racines adventives.

On connaît peu de chose des mécanismes d'adaptation chez ces deux espèces. Le but de cette étude est donc d'étudier les effets d'un déficit en oxygène sur la croissance et la physiologie de l'éthylène de jeunes semis d'épinette noire et de pin gris. Notre hypothèse est que le déficit en oxygène au niveau racinaire induit une augmentation de l'ACC au niveau des racines, lequel est transloqué au niveau de la tige où il est transformé en éthylène. L'action de l'éthylène permettrait d'induire la formation de structures anatomiques permettant l'aération des racines. La production d'éthylène a donc été étudiée en relation avec les modifications morphologiques et anatomiques des semis. L'influence de ces conditions de stress sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire a aussi été étudiée.

Matériel et méthodes.

Conditions de culture avant traitement.

L'expérience finale a été réalisée à l'Université du Québec à Chicoutimi (48°76'N, 71°04'O) au printemps 1990, après mise au point et essais préliminaires. Deux espèces ont été étudiées: l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill] B.S.P.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Les graines proviennent de la Pépinière forestière de Berthierville, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec; les graines de pin gris ont été récoltées dans le canton Falardeau au Saguenay (Lat 48°40'N, Long 71°10'O) et celles d'épinette noire dans la région de Roberval au Lac-Saint-Jean (49°14'N, Long 72°30'O).

Les graines ont été semées le 26 janvier dans des récipients IPL-67 sur un substrat de tourbe à raison de 5 à 7 graines par cavité pour l'épinette noire et de 10 graines pour le pin gris puis recouvert de silice. Les semis ont été cultivés dans une serre à double paroi de polyéthylène sous des lampes fluorescentes fournissant 300 lux de luminosité pour une photopériode de 18 heures. Lors de la germination, la température a été maintenue à 27°C la première semaine, puis réduite à 20°C le jour et 15°C la nuit. Les semis ont été éclaircis à la cinquième semaine pour ne laisser qu'une plantule par alvéole. Ceux-ci étaient arrosés au besoin en utilisant une rampe mobile munie de gicleurs. Les semis ont été fertilisés à toutes les semaines en ajoutant des engrais solubles (Plant-Product) à l'eau d'arrosage (tableau 4).

Tableau 4. Calendrier de fertilisation des semis avant leur repiquage dans les bassins hydroponiques.

Semaines	10-52-10*	15-15-30*	20-20-20*
	mg L ⁻¹	mg L ⁻¹	mg L ⁻¹
1	-	-	-
2	-	-	-
3	1,12	-	1,12
4	1,49	-	1,49
5	2,24	-	2,24
6	2,99	-	2,99
7	2,99	2,99	-
8	3,73	3,73	-
9	3,73	3,73	-
10	4,48	4,48	-
11	4,48	4,48	-

* Engrais soluble Plant-Products

Traitements.

Les semis ont été transférés dans les bassins hydroponiques le 10 avril lorsqu'ils étaient âgés de 11 semaines. Les racines ont été délavées délicatement dans l'eau tiède et insérées dans des alvéoles de 20 mm de diamètre distantes de 40 mm, découpées dans des feuilles de styrofoam de 370 mm par 880 mm. Les semis étaient retenus en place par de petits blocs de laine de roche (Pargo® Rockwool Products) enroulés à la base de la tige, de telle manière que les racines flottaient librement dans la solution nutritive. Le dispositif expérimental comprenait 8 bassins de 65,1 L (4 bassins pour chaque espèce). Ces bassins étaient alimentés par gravité par une solution contenue dans deux réservoirs de 200 L (figure 8). La solution de l'un de ces réservoirs était continuellement oxygénée à saturation en faisant barboter de l'air; la concentration en O₂ était maintenue à 8 ppm. La solution du second réservoir était constamment désoxygénée par barbotage d'azote gazeux, réduisant ainsi la concentration en oxygène de la solution à 2 ppm.

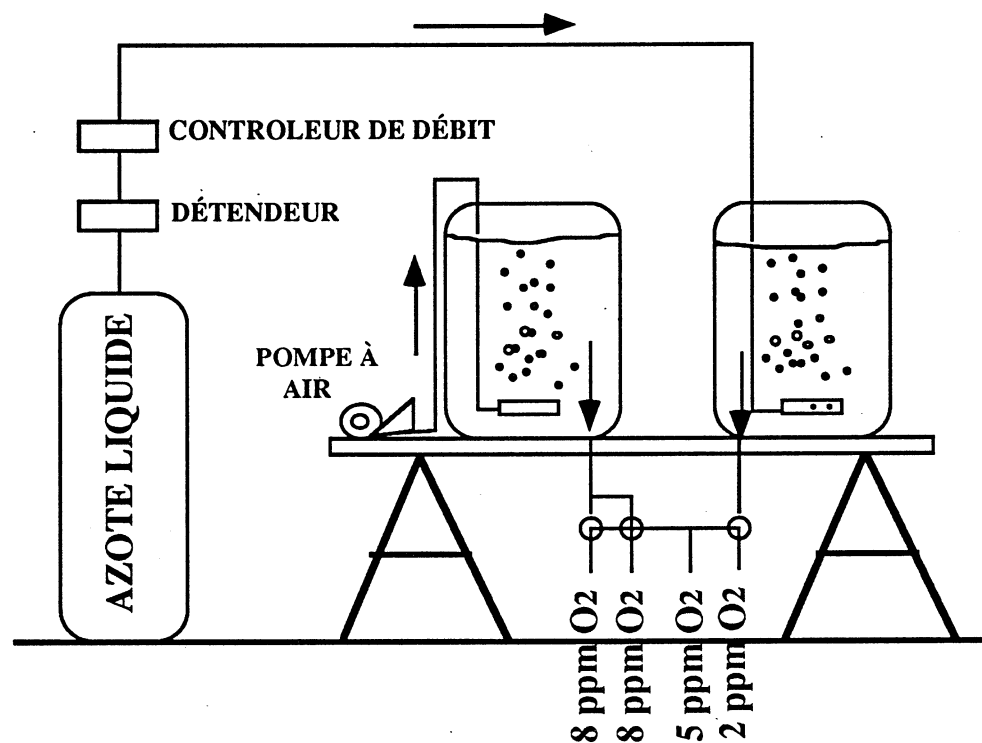


Figure 8. Système d'oxygénation et de désoxygénation de la solution nutritive alimentant les bassins hydroponiques. Le réservoir de gauche est oxygéné par barbotage d'air tandis que celui de droite est désoxygéné par de l'azote. Un système de valves permet de mélanger les deux affluents pour obtenir les concentrations d'oxygène désirées pour chaque traitement.

L'alimentation se faisait à un débit de 19 L hre^{-1} et était contrôlée par un système de valves permettant d'obtenir les concentrations désirées en oxygène pour les 4 traitements, soit: 1) Aérobie: ce bassin hydroponique était alimenté uniquement par la solution provenant du réservoir oxygéné afin d'obtenir une concentration en oxygène d'environ 8 ppm au niveau des racines (figure 9); 2) Aérobie +: même chose que précédemment mais avec oxygénation additionnelle par barbotage d'air dans la solution de ce bassin; deux diffuseurs reliés à une pompe à air créait l'oxygénation additionnelle; 3) Anaérobie: le bassin était alimenté également par la solution provenant de chacun des deux réservoirs, le résultat étant une concentration en oxygène de 5 ppm dans la solution disponible aux racines; 4) Anaérobie -: ce bassin était alimenté uniquement par la solution provenant du réservoir désoxygéné afin d'obtenir une concentration en oxygène de 2 ppm environ au niveau des racines. La solution nutritive était continuellement recyclée; un système de débordement permettait de récupérer le trop-plein, lequel était pompé dans les réservoirs d'alimentation, puis réutiliser après barbotage d'air ou d'azote selon le cas.

Le système hydroponique en circuit fermé s'est révélé très fiable pour contrôler le niveau d'oxygénation de la solution baignant les racines des semis. L'alimentation des bassins par deux réservoirs, l'un oxygéné et l'autre désoxygéné a permis de contrôler la quantité d'oxygène fournie aux racines en passant de condition aérobie à pratiquement anaérobie. La figure 10 montre le relevé quotidien des concentrations en oxygène (Oxymètre YSI-54) de la solution nutritive pour chaque traitement, tant pour l'épinette noire (A) que pour le pin gris (B). La concentration en oxygène des traitements anaérobie et anaérobie- a fluctué passablement lors de certaines journées; ces fluctuations se produisaient lors du remplacement du réservoir d'azote ou lorsqu'un tuyau de vidange se bloquait après accumulation de débris organiques. Cependant, ces fluctuations étaient de courte durée (24 heures environ) et étaient de peu d'importance par rapport à la durée totale de l'expérience. Les relevés de la concentration en oxygène des deux traitements aérobie et aérobie+ ne se différencient pas entre eux puisque l'oxymètre affichait une valeur maximale pour une solution saturée en oxygène. La quantité d'oxygène disponible dans le traitement aérobie+ est donc sous-estimée par cet appareil.

Le pH était mesuré régulièrement avec un pHmètre Fisher Acumet 800. La solution nutritive est passée d'une valeur initiale de 6,5 à une valeur de 4,3 pour se redresser à 5,7 vers la fin (figure 11). Les pertes de solution par évapotranspiration ont été comblées en ajoutant régulièrement de la solution nutritive ou de l'eau. Le relevé de la conductivité électrique (conductivimètre YSI-33) montre que la concentration totale en ions dissous n'a pas beaucoup varié au cours de la période des traitements (figure 11). Par contre, la température (conductivimètre YSI-33) de la solution des réservoirs d'alimentation et distribuée dans les bassins hydroponiques variait en fonction de l'ensoleillement et de la température ambiante de la serre (figure 12)

Conditions de culture au cours des traitements d'oxygénation racinaire.

Les semis ont été cultivés dans une solution Johnson modifiée diluée de moitié (Epstein 1972). Celle-ci a été préparée en utilisant des fertilisants solubles (Plant-Products), puis complétée en éléments mineurs avec des sel de grade analytique: 268 mg L^{-1} de nitrate de potassium 12-0-44 + oligo, 455 mg L^{-1} de nitrate de calcium 15,5-0-0, 115 mg L^{-1} de mono-ammonium de phosphate, 122 mg L^{-1} de sulphate de magnésium (9,85% Mg, 13% S), $1,85 \text{ mg L}^{-1}$ de KCl, $0,48 \text{ mg L}^{-1}$ de H_3BO_3 , $0,06 \text{ mg L}^{-1}$ de $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ et $1,95 \text{ mg L}^{-1}$ de NaFeEDTA. Le tableau 5 montre les concentrations ioniques des éléments

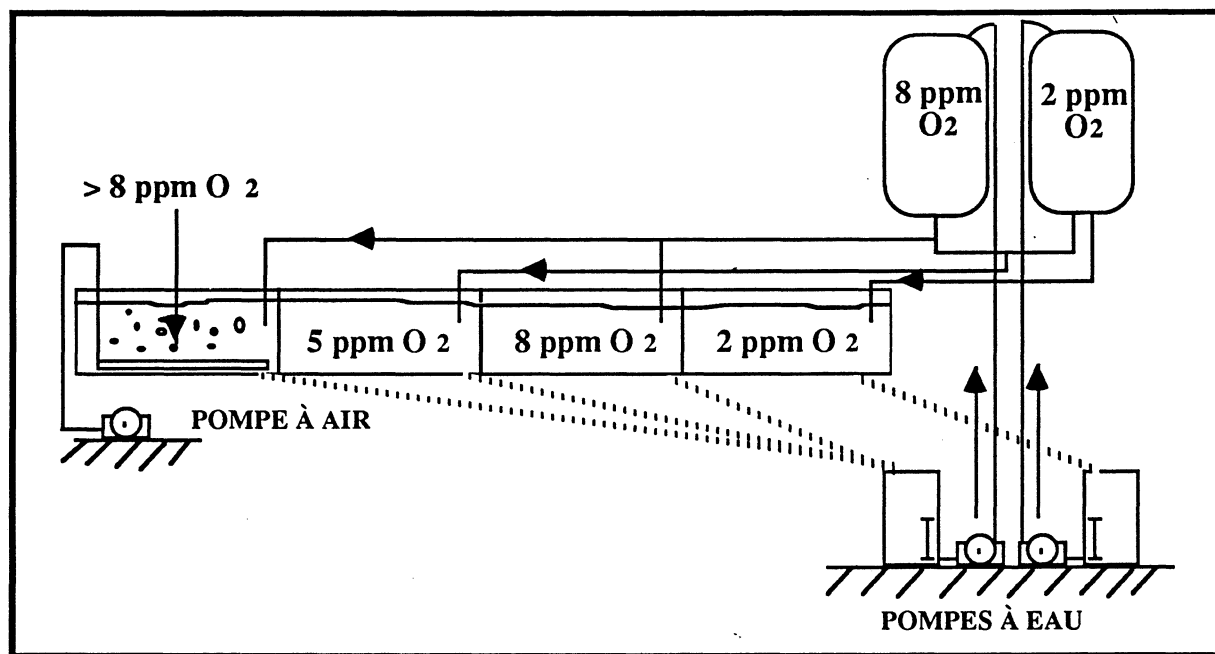


Figure 9. Schéma simplifié des bassins hydroponiques utilisés dans cette expérience, incluant le système de recirculation de la solution nutritive en circuit fermé. Seulement quatre des huit bassins sont représentés ici.

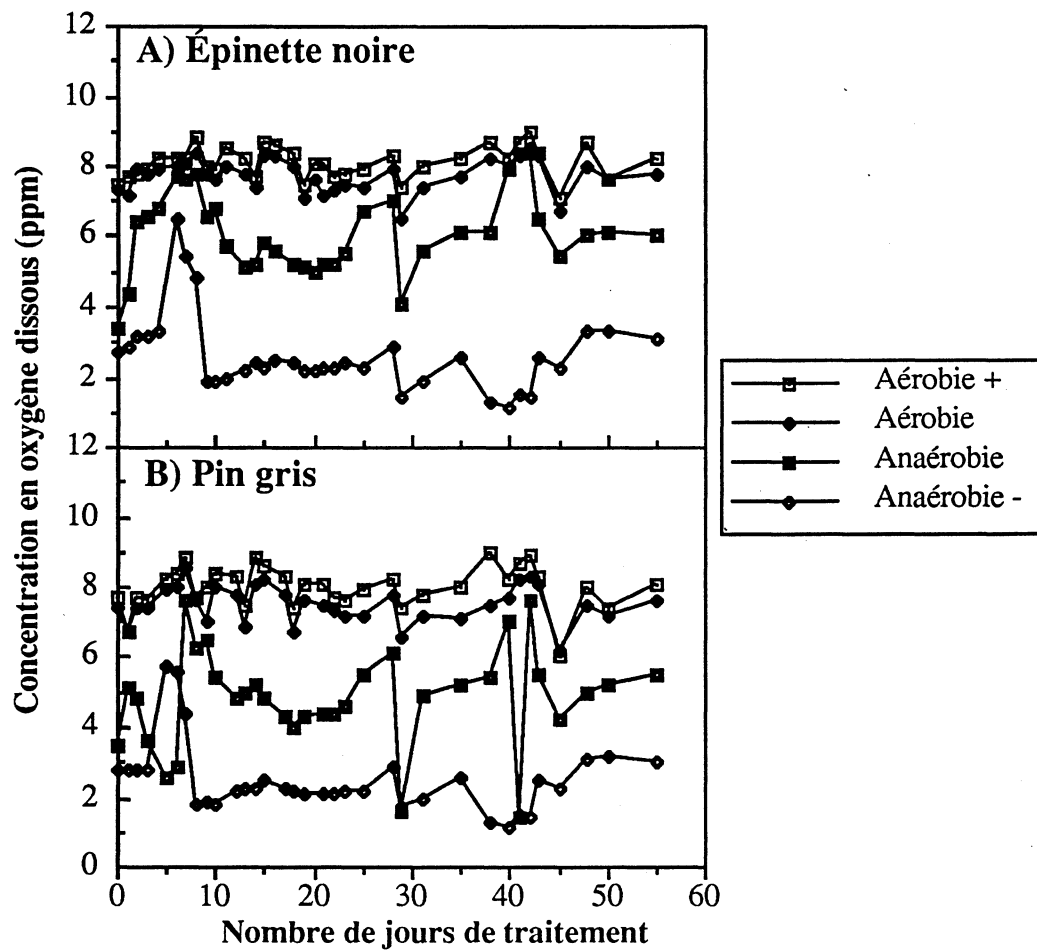


Figure 10. Concentrations en oxygène dissous dans la solution nutritive des quatre traitements d'oxygénation pour l'épinette noire (A) et le pin gris (B) au cours de la période de traitement.

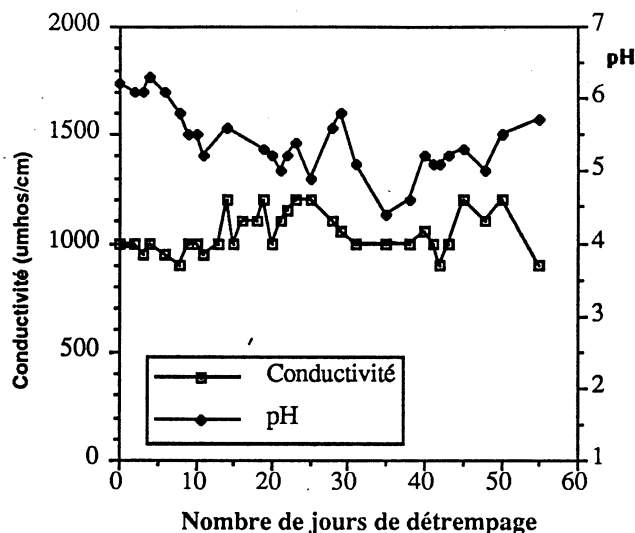


Figure 11. Conductivité électrique ($\mu\text{mhos cm}^{-1}$) et pH de la solution nutritive mesurés dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période de traitement.

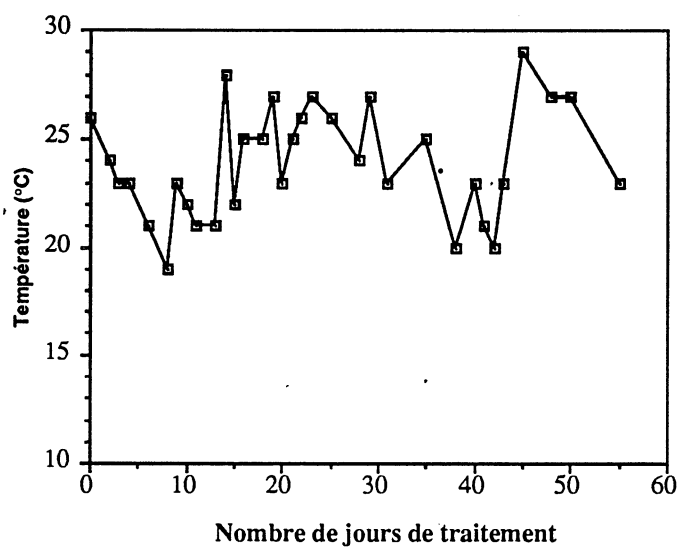


Figure 12. Température de la solution nutritive mesurée dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période des traitements.

Tableau 5: Concentrations ioniques des éléments minéraux de la solution nutritive utilisée au cours de la période de traitements.

Éléments minéraux	Concentrations (mg L ⁻¹)
N (NO ₃ ⁻)	98
N (NH ₄ ⁺)	19
P	31
K	118
S	16
Ca	87
Mg	12
Fe	0,56
Cl	0,89
B	0,14
Mn	0,13
Zn	0,13
Cu	0,13
Mo	0,03
Conc. ionique totale par L	383

minéraux. Une certaine quantité de solution nutritive fraîchement préparée était régulièrement ajoutée aux réservoirs d'alimentation pour compenser les pertes par évapotranspiration. Le rapport N-P-K était de 38-10-38 et 87% de l'azote était sous forme de nitrate contre 13% sous forme ammoniacale.

Des lampes à vapeur de sodium haute pression (Lumiponic 400W) assuraient une irradiance minimale de 115 $\mu\text{Moles.m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ durant 18 heures par jour. La température de l'air de la serre variait entre 20 et 30°C le jour et entre 15 et 20°C la nuit. L'humidité relative s'est maintenue entre 55 et 85%.

Mesure de la production d'éthylène.

L'éthylène produit par les tiges complètes a été mesuré par la méthode de Tang et Kozlowski (1982b). La tige des semis a été excisée au collet et insérée dans un vial de 85 mm x 11 mm ou dans une éprouvette de 125 mm x 16 mm selon la taille des semis; 0,5 mL d'eau fut ajouté pour éviter la dessiccation. Le tube ou le vial était fermé par un septum de caoutchouc et incubé 24 heures à 25° C sous un flux lumineux de 350 $\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$. Cinq tiges par vial étaient nécessaires pour produire une quantité détectable d'éthylène la première semaine, tandis qu'une à deux tige étaient suffisantes les semaines suivantes. Un échantillon gazeux de 2 mL était prélevé à l'aide d'une seringue Hamilton de 2,5 mL étanche aux gaz et injecté sans délai sur un chromatographe en phase gazeuse Hewlett-Packard 5750B muni d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne en acier inoxydable de 1,8 m de long et de 6,4 mm de diamètre (28% Squalane dans du Chromosorb P). La température de la colonne était maintenue à 27°C et celle du détecteur à 100°C. Le débit du gaz porteur (N₂) était de 30 mL min⁻¹, de 40 mL min⁻¹ pour l'hydrogène et de 500 mL min⁻¹ pour l'air. Les concentrations d'éthylène étaient calculées en faisant correspondre la hauteur du pic de l'enregistreur à une courbe de calibration obtenue à partir de 4 mélanges éthylène-azote (0,62, 1,25, 3,12, 6,23 ppm C₂H₄) préparés à partir d'éthylène pur

(Matheson). La production d'éthylène (nl g^{-1} biomasse sèche hre^{-1}) était calculée selon la formule suivante:

$$\text{Taux de production} = (V_t + V_g - V_s - V_e) \times C_e / \text{BST}$$

où

V_t : volume du tube (mL);

V_g : volume de l'échantillon gazeux (mL);

V_s : volume de la tige (mL);

V_e : volume de l'eau (mL);

C_e : concentration en éthylène dans le tube (nl mL^{-1});

BST.: biomasse sèche de la tige (g).

La production d'éthylène a été mesurée après 0, 1, 7, 14, 28 et 43 jours de traitement. La moyenne de la production d'éthylène produit a été calculée à partir de cinq répétitions par traitement et par espèce. La quantité d'éthylène produit par les racines a été mesurée une seule fois, à la 34^e journée des traitements en utilisant la même méthode d'incubation.

Après la mesure de l'éthylène, le diamètre au collet juste au niveau de la zone de submergence, le diamètre de la tige, la longueur et le nombre de rameaux ont été mesurés sur chacun des semis. Après séchage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures, les masses anhydres des racines et de la tige ont été déterminées séparément. Cinq semis supplémentaires par traitement et par espèce ont été mesurés pour compléter l'échantillonnage sur les paramètres de croissance.

Détermination de l'ACC et du MACC.

Quarante-cinq jours après le début des traitements, cinq échantillons comprenant six semis par traitement et par espèce ont été prélevés aléatoirement. Les tiges ont été séparées des racines et les échantillons ont été immédiatement cryogénéisés dans l'azote liquide puis gardés au congélateur à -20°C. Les échantillons ont ensuite été lyophilisés et broyés finement pour être conservés sous vide à la température de la pièce et à l'abri de la lumière jusqu'au moment de l'analyse. Les échantillons ont été extraits dans l'éthanol 70% (10 mL g^{-1}) à ébullition pendant 15 min (Mansour *et al.* 1986), puis l'extrait a été centrifugé à 15 000 g. Le surnageant a été filtré sur papier Whatman No 2 et le filtrat a été évaporé *in vacuo* à 40°C jusqu'à un volume final de 4 à 6 mL. Les pigments ont été extraits par l'ajout 0,5 mL de chloroforme qui fut rejeté après une centrifugation à 3 000 g de 15 min.

L'ACC a été mesuré par la méthode de Lizada et Yang (1979) qui est basée sur la conversion de l'ACC en éthylène par le NaOCl en milieu alcalin et en présence d'ions Hg^{++} . Dans un vial de 15 mL, 0,5 mL de HgCl_2 (0,5 mM) a été ajouté à 1 mL de l'extrait avant que le vial ne soit fermé avec un septum de caoutchouc. À l'aide d'une seringue de type tuberculin, 0,5 mL d'une solution 2:1 de NaOCl commercial (5-6%) et de NaOH saturée a été injectée dans le vial, lequel fut immédiatement agité au Vortex pendant 15 sec et mis sur la glace pendant 5 min. Le vial fut agité de nouveau et 2 mL de gaz prélevés à l'aide d'une seringue Hamilton étanche au gaz et injectés dans le chromatographe. Les conditions de l'analyse chromatographique étaient les mêmes que celles décrites plus haut pour la mesure de l'éthylène. L'efficacité de la conversion de l'ACC en éthylène fut estimée dans chaque cas par un second échantillon où une quantité connue d'ACC a été ajoutée comme standard interne. La quantité d'ACC a été calculée comme le quotient de l'éthylène libéré et du taux de conversion en considérant le taux de dilution de l'extrait et le rapport entre le volume de gaz analysé et la quantité d'air dans le vial. Les concentrations en ACC et en MACC dans les tiges d'épinette noire et de pin gris ne sont pas présentées puisque le rendement de la

conversion du standard d'ACC en éthylène par le NaOCl dans les échantillons de tiges ne dépassent pas 10-20%, ce qui signifie qu'une ou des substances présentes dans la tige mais absentes des racines interféreraient avec la réaction.

Le MACC a été hydrolysé par l'addition de 1 mL de HCl 6 N à 1 mL de l'extrait qui fut chauffé à 100°C pendant deux heures (Spikman 1987). La solution a été neutralisée avec 1 mL de NaOH 6 N et centrifugée à 3 000 g pendant 15 min. pour enlever les résidus. L'ACC libéré a été mesuré comme décrit plus haut. Le MACC a été calculé par soustraction de l'ACC libre de l'ACC total après hydrolyse.

Histologie.

À la fin de cette expérience, trois semis par traitement et par espèce ont été choisis aléatoirement et cinq sections de 5 mm ont été prélevés; 1) racine terminale juste au dessus de la zone d'élongation; 2) racine principale à environ 20 mm sous le collet; 3) base de l'hypocotyle; 4) base de la tige (premier entrenoeud); 5) milieu de la tige. Les spécimens furent immédiatement fixés dans une solution de glutaraldéhyde 3% dans un tampon phosphate 0,025 M à pH 6,8 pendant 16 heures. Les spécimens ont été préalablement mis sous vide pendant 15 à 20 minutes pour chasser les bulles d'air. Les sections ont été rincées dans la solution tampon 30 min puis déshydratées dans une série de solutions éthanolique de concentration croissante (20, 40, 60, 95 et 100%) pendant 30 min dans chaque cas, puis déshydratés à nouveau dans l'éthanol absolu pendant 30 min. Les pièces ont été transférées successivement dans trois bains d'oxyde de propylène pour une période de 30 min chacun dans le cas des deux premiers bains, puis de 60 min dans le cas du troisième. Les pièces ont ensuite été enrobés dans un mélange 1:1 d'oxyde de propylène et de résine Spurr pendant 60 min, 1:2 pendant 60 min et 1:3 pendant 16 heures. L'enrobage fut complété sous vide dans la résine Spurr 100% pendant 48 heures et les pièces ont été polymérisés à 70°C sous vide pendant 16 heures. Les blocs ont été taillés à une épaisseur de 1 μ m l'aide d'un ultra-microtome muni d'une couteau de verre et les sections furent montées sur une lame de verre et colorées au Bleu de Toluidine (Feder et O'Brien 1968).

Mesure du gauchissement.

Le taux de gauchissement a été mesuré à toutes les semaines durant la période des traitements, l'échantillonnage comprenant les semis qui n'avaient pas encore été prélevés pour les mesures d'éthylène ou de croissance. La sévérité du gauchissement était évaluée selon 4 classes dont le paramètre était l'angle de la tige par rapport à la verticale, soit: classe 1: 0-15°, classe 2: 15-45°, classe 3: 45-90° et classe 4: > 90°

Traitements des données.

Les quatre traitements des deux espèces ont été disposés aléatoirement dans chacun des bassins hydroponique et tous les échantillons ont été choisis aléatoirement. L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour vérifier l'effet des traitements sur chaque espèce à chaque échantillonnage. Les moyennes de chaque paramètre mesuré pour chaque espèce et date d'échantillonnage ont été comparées entre elles par le test de Fisher protégé (Fisher PLSD) à un niveau de signification de 5%. Tous les calculs ont été exécutés à l'aide du logiciel Statview IITM.

Résultats.

Vigueur et changements morphologiques.

Les semis d'épinette noire se sont très bien adaptés à leur milieu de culture puisque les feuilles ne montraient aucun symptôme de sénescence. Par contre, les semis de pin gris s'adaptaient beaucoup moins bien aux deux traitements anaérobiques. À la fin des traitements, plusieurs semis de pin gris montraient des signes avancés de sénescence: l'extrémité des aiguilles commençait par se nécroser, puis l'ensemble du feuillage devenait chlorosé; ultimement, le plant séchait complètement (figure 13).

Chez les deux espèces, un nouveau système racinaire formé de très longues racines latérales blanchâtres et succulentes, peu ou pas ramifiées, s'est formé durant les premières semaines de traitements en remplacement du système racinaire original. Les conditions d'hypoxie racinaire prolongées ont fortement inhibé le développement des racines. Chez les semis d'épinette noire, le nombre de racines latérales et leur longueur furent réduits (figure 14a). Ainsi, dans le cas du traitement anaérobie -, la longueur des racines ne dépassait pas le tiers de la longueur des semis cultivés en aérobie +. Dans les deux traitements anaérobiques, il y a eu apparition de courtes racines adventives de gros diamètre et orientées à l'horizontale, juste en dessous de la partie immergée de l'hypocotyle. Ces racines adventives montrent parfois de courtes racines latérales de deuxième ordre de 1 à 2 mm de long.

Les semis de pin gris ont développé de longues racines latérales blanchâtres et épaisses émergeant d'une courte racine pivotante. L'anaérobiose a eu un effet inhibiteur encore plus marqué que chez l'épinette noire. Chez les semis de pin gris cultivés en anaérobie -, il ne subsistait qu'un noeud de courtes racines latérales de premier ordre émergeant de la base de l'hypocotyle à la fin des traitements (figure 14b).

Chez les semis d'épinette noire, la base de l'hypocotyle était hypertrophiée dans tous les traitements, sauf dans le traitement aérobie +. De lenticelles blanchâtres de 1 à 3 mm de diamètres formées de cellules squameuses et lâches se sont développées à la base de l'hypocotyle sur dix mm environ (figure 15a). Les lenticelles étaient disposées en file et semblaient émergées de fissures verticales. Leur nombre augmentait avec la sévérité du traitement. Chez les semis de pin gris, l'hypertrophie de l'hypocotyle était encore plus accentuée et se retrouvait même chez les semis du traitement aérobie+. Les lenticelles étaient aussi plus nombreuses et couvraient toute la base de l'hypocotyle chez les semis du traitement anaérobie- (figure 15b). Les racines adventives étaient par contre beaucoup moins nombreuses que chez l'épinette noire.

Croissance des semis et répartition de la biomasse.

La hauteur de la tige a été mesurée périodiquement au cours des traitements (figure 16). Le déficit en oxygène au niveau des racines a inhibé la croissance en hauteur de la tige chez les deux espèces. L'inhibition était proportionnelle à la sévérité du traitement. Chez l'épinette noire, la croissance en hauteur est très faible ou stagnante les deux premières semaines, quelque soit le traitement. Par la suite, elle s'accélère chez les semis cultivés en aérobie + lesquels atteignent une taille moyenne de 148 mm après 44 jours de traitement. Pour les autres traitements, l'inhibition causée par l'hypoxie est visible dès la troisième semaine. Après 44 jours, les semis du traitement aérobie étaient significativement plus petits que ceux du traitement aérobie+, et ceux des deux traitements anaérobiques étaient significativement plus petits que les semis des deux traitements aérobiques. Ainsi, la diminution de la concentration en oxygène cause une diminution moyenne de 22% pour le traitement aérobie, de 43% pour le traitement anaérobie et de 49% pour le traitement

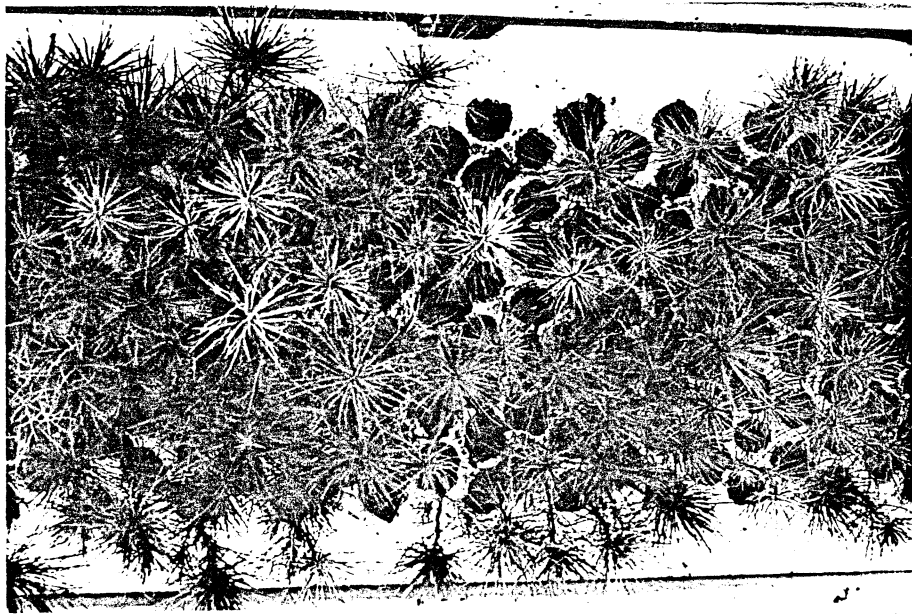


Figure 13. Semis de pin gris cultivées en solution anaérobie après la fin du traitement. Un grand nombre de plants montrent des signes avancés de sénescence.

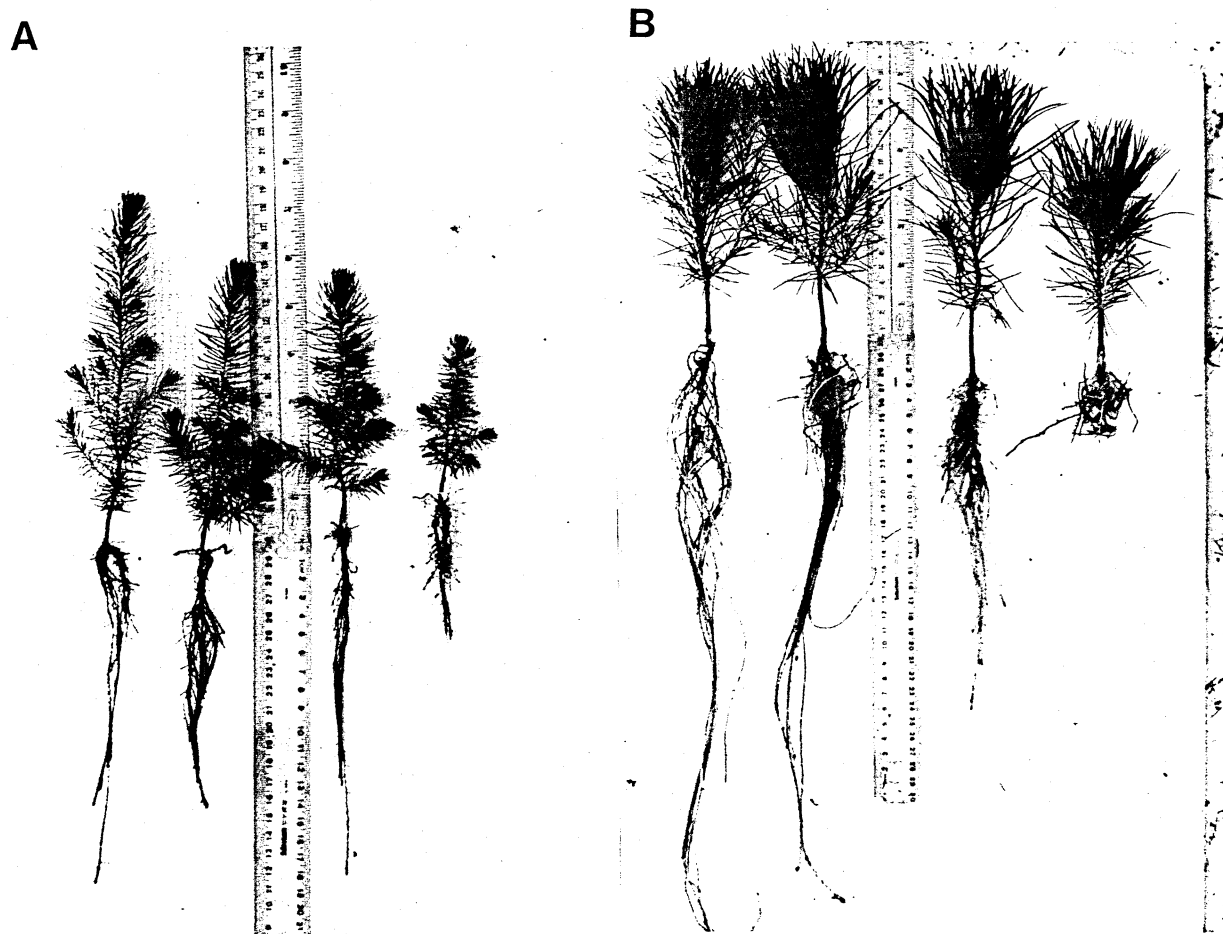


Figure 14. Semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de culture en solution hydroponique sous différentes conditions d'oxygénation. L'hypoxie a inhibé la croissance des racines, particulièrement dans le traitement Anaérobic-.

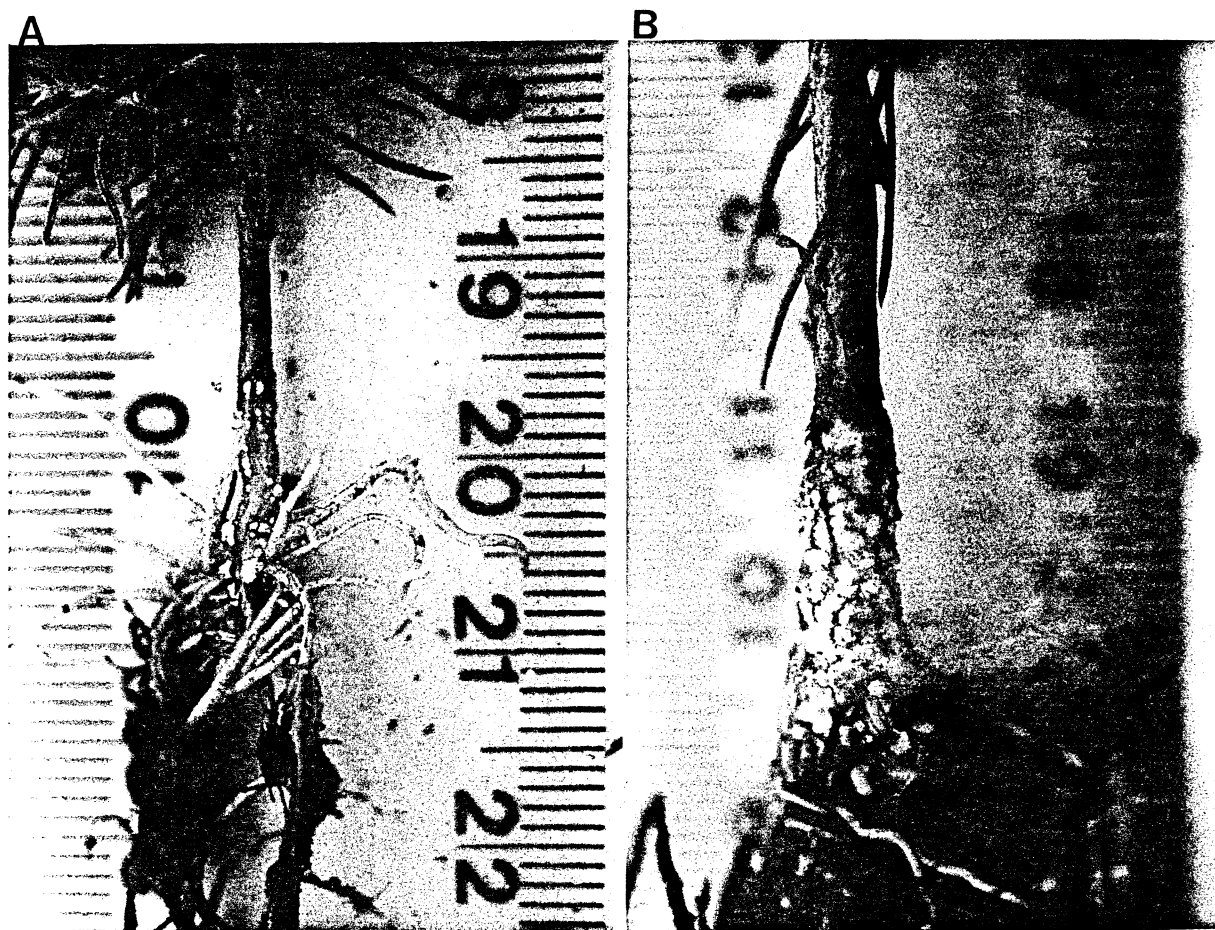


Figure 15. Développement de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives sur les semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de traitement anaérobie-.

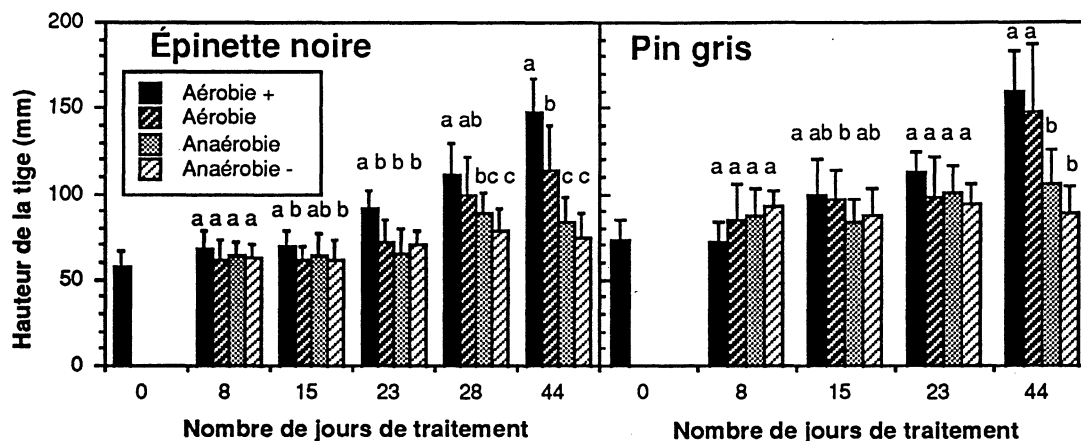


Figure 16. Hauteur de la tige des semis d'épinette noire et de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + écart-type, n=10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte indiquent que les longueurs sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.

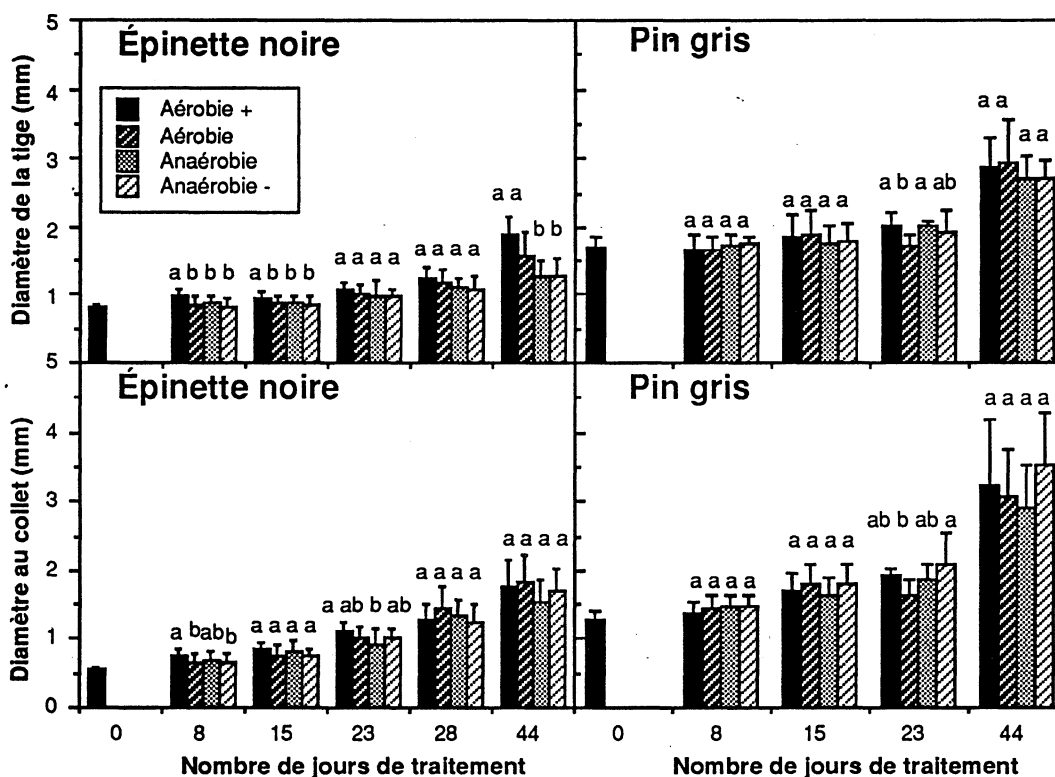


Figure 17. Diamètre au collet et diamètre de la tige (au dessus du premier noeud) des semis d'épinette noire et de pin gris mesurés durant la période de traitement. Moyenne + écart-type, n=10.

Anaérobie-. Chez le pin gris, il n'y a pas eu de différence significative dans la croissance en hauteur durant les trois premières semaines puisque les semis sont entrés spontanément en dormance. Par la suite, de trois à quatre bourgeons latéraux de l'apex ont débourré et allongé pour former des tiges proleptiques, le bourgeon principal restant dormant. L'échantillonnage au jour 44, soit après la reprise de croissance des rameaux proleptiques, montre que les semis des deux traitements aérobiques ne sont pas significativement différents en terme de hauteur, tandis que les deux traitements anaérobiques sont significativement plus courts ($P \leq 0.05$). La diminution de la croissance par rapport aux semis du traitement aérobie+ est de 33% pour le traitement anaérobie et de 44% pour le traitement anaérobie-.

La croissance radiale des tiges d'épinette noire a aussi été inhibée par les traitements anaérobiques (figure 17). Par contre, le diamètre au collet n'est pas significativement différent entre les quatre traitements, puisque l'hypertrophie du collet occasionnée par les conditions anaérobiques a compensé pour la plus faible croissance radiale. Chez les semis de pin gris, les traitements n'ont pas affecté la croissance radiale de la tige et de l'hypocotyle.

Les semis d'épinette noire sont caractérisés par une stagnation de la biomasse anhydre de la partie épicée durant les quinze premiers jours de traitement, suivi d'une forte croissance pour les semis des deux traitements les plus oxygénés (figure 18). Les semis des deux traitements anaérobiques ont une biomasse aérienne significativement réduite comparée aux semis des deux traitements les mieux oxygénés; ainsi, la biomasse des semis du traitement anaérobie ou anaérobie- n'atteint que 43% de celle des semis cultivés en aérobie+ après 44 jours de traitement. La biomasse racinaire des semis du traitement aérobie+ reste stable durant les 15 premiers jours tandis qu'elle diminue pour les trois autres traitements. Par la suite, elle s'accroît dans tous les traitements. Après 44 jours de traitement, la biomasse des semis d'épinette noire des deux traitements les moins oxygénés est significativement réduite par rapport à ceux des traitements les mieux oxygénés.

La biomasse du pin gris suit à peu près le même patron, soit une croissance réduite avec la diminution de la concentration en oxygène dans la solution. Après 44 jours, la biomasse aérienne moyenne des semis en aérobie n'est que de 92% de celle en aérobie+, de 70% dans le cas des semis en anaérobie et de 66% en anaérobie-. Là encore, la biomasse racinaire des deux traitements anaérobiques est significativement plus faible que celle des traitements aérobiques. La croissance racinaire est aussi réduite par la désoxygénation. Des écarts significatifs apparaissent plus tôt, soit après 15 jours de traitement. Après 44 jours, la biomasse racinaire des semis des deux traitements anaérobiques est significativement plus faible que celles des semis des traitements aérobiques.

Le rapport de la biomasse de la tige sur la biomasse des racines évolue différemment chez les deux espèces (figure 19). Chez l'épinette noire, le déficit en oxygène au niveau racinaire entraîne un déséquilibre très marqué entre la tige et les racines, surtout après 15 jours de traitement. Le rapport atteint alors 19,5 en anaérobie-, 15,6 en anaérobie, 17,5 en aérobie et seulement 8,1 en aérobie+. Par la suite, il se produit un rééquilibrage et les semis ont tous un rapport de biomasse tige/racine légèrement supérieur à 5 à la fin des traitements. Par contre, chez le pin gris, le rapport de la biomasse aérienne sur la biomasse des racines reste relativement stable tout au long la période des traitements, même si les semis du traitement aérobie+ ont un rapport systématiquement plus bas tout au long de la période des traitements.

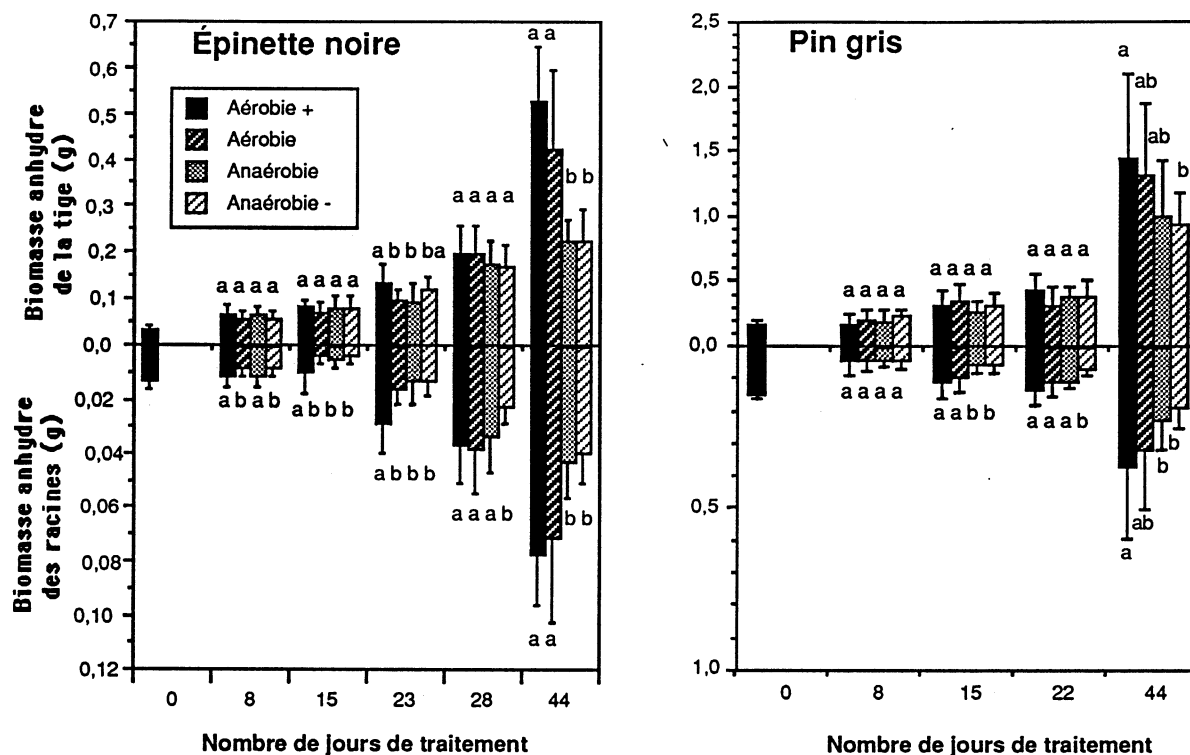


Figure 18. Évolution de la biomasse anhydre de la partie aérienne et racinaire des semis d'épinette noire et de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + écart-type, n=10.

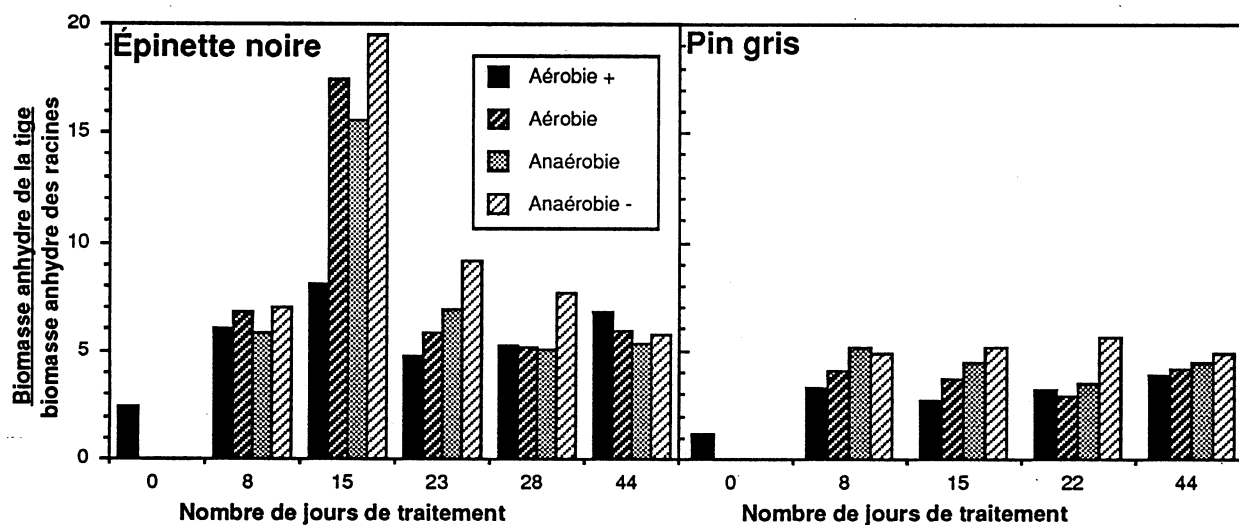


Figure 19. Évolution du rapport de la biomasse anhydre de la tige sur celle des racines des semis d'épinette noire et de pin gris durant la période de traitement. Chaque valeur correspond à la moyenne de 10 plants.

Mesures de l'éthylène, de l'ACC et du MACC.

L'anaérobiose racinaire n'a pas stimulé la production d'éthylène dans la tige des semis, tant chez l'épinette noire que chez le pin gris (figure 20). Au contraire, on remarque dans le premier cas une production significativement plus élevée chez les semis en aérobie+ comparativement aux autres traitements entre les jours 14 et 28. Par contre, à la fin des traitements, la production n'est pas significativement différente entre les traitements. Chez le pin gris, la production d'éthylène suit à peu près le même patron. Celle-ci est plus élevée chez les semis en aérobie+ à partir de la deuxième semaine de traitement et jusqu'à la fin.

La production d'éthylène des racines a aussi été mesurée à la fin de la période de traitement. Les racines ayant été incubées en présence d'oxygène, il est plus juste de dire que cette mesure correspond à la capacité de production d'éthylène des racines, soit le taux de conversion de l'ACC en éthylène par le système EFE (figure 21). Quelque soit le traitement, la production d'éthylène des racines est très largement supérieure à celle de la tige chez l'épinette noire. De très grands écarts dans la mesure de l'éthylène des racines sont observés. Une différence significative entre les tiges et les racines se retrouve sous les deux traitements intermédiaires (aérobie et anaérobie), mais pas chez les deux autres. Chez le pin gris, on observe une différence significative dans les deux traitements anaérobiques, les traitements aérobiques ayant des valeurs relativement faibles. Si on compare les traitements entre eux, l'augmentation observée de la production d'éthylènes par les racines ne s'avère pas significative. Par contre, chez le pin gris, la production d'éthylène dans le traitement anaérobie- est nettement plus élevée par rapport aux trois autres traitements.

La concentration d'ACC dans les racines à la fin des traitements est significativement plus élevée dans le traitement anaérobie- chez les deux espèces (figure 22). Chez l'épinette noire, la concentration en MACC est très largement supérieure à l'ACC libre, quelque soit le traitement, et elle augmente proportionnellement à la diminution de l'oxygène au niveau des racines. Chez le pin gris, on remarque la même tendance, sauf que les concentrations d'ACC et de MACC sont plus faibles que chez l'épinette noire.

Le taux de gauchissement.

Le gauchissement de la tige a été mesuré périodiquement à intervalle d'une semaine chez l'épinette noire (figure 23). La proportion de plants gauchis est nettement plus importante au début des traitements et varie à ce moment là entre 80 et 90% des semis. Cette très forte proportion de plants gauchis s'explique par la difficulté d'orienter correctement la tige à la verticale lors du repiquage. La proportion de plants gauchis diminue constamment jusqu'à la fin de la période de traitement, particulièrement dans cas du traitement anaérobie-. Les plants fortement gauchis ($\geq 90^\circ$) persistent dans le traitement aérobie+, tandis que ces plants se redressent partiellement pour les autres traitements. La comparaison statistique des fréquences de gauchissement entre les traitements par le test du Khi carré ne montre pas de différences significatives au seuil de 0,05.

Histologie de l'épinette noire.

Une section d'une racine terminale viable a été prélevée à 20 mm au dessus de l'apex. En coupe transversale, la section se caractérise par une stèle centrale bien différenciée de forme ovale où l'arrangement des tissus vasculaires primaires est en diarche (figure 24). La stèle est entourée d'un péricycle secondaire formé de cellules parenchymateuses isodiamétriques très vacuolisées et fortement imbriquées. Dans le cas des semis en anaérobie-, la section est de forme ovale et son diamètre est significativement plus petit comparativement aux autres

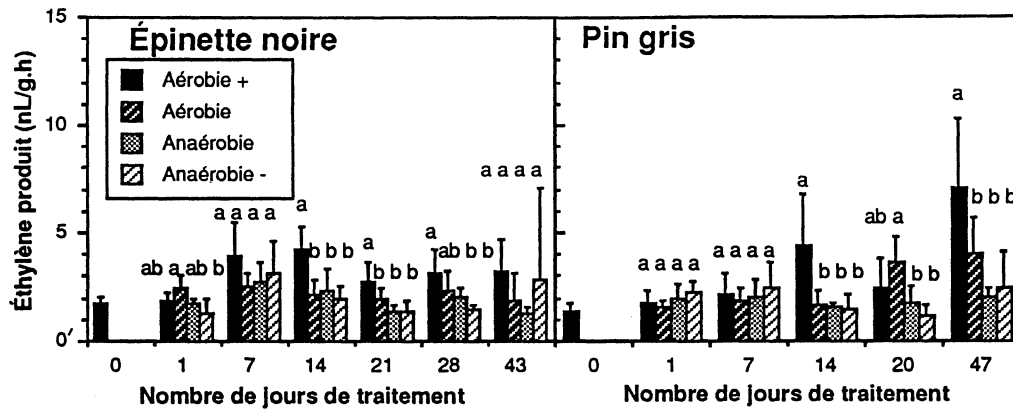


Figure 20. Production d'éthylène des tiges d'épinette noire et de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + écart-type, n=5.

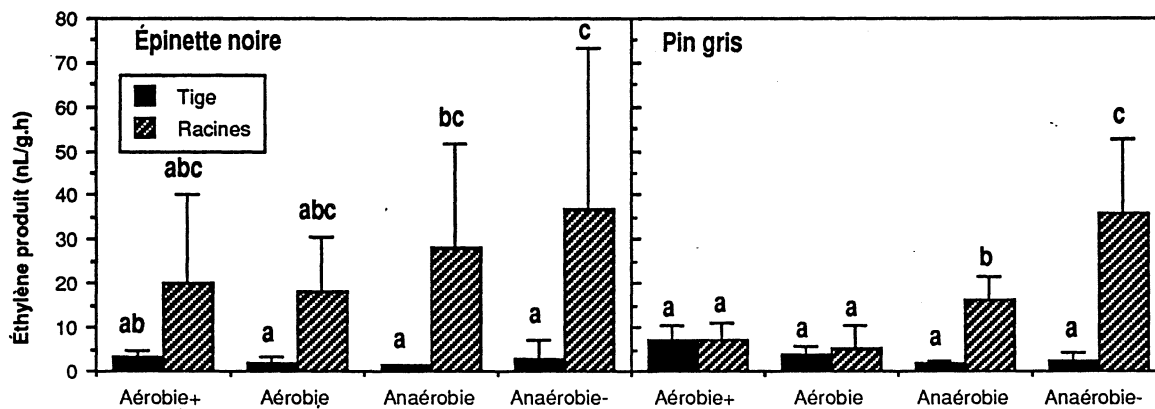


Figure 21. Comparaison entre le taux de production d'éthylène de la tige et le potentiel de production d'éthylène des racines des semis d'épinette noire et de pin gris après 43 jours de traitement. Moyenne + écart-type, n=5.

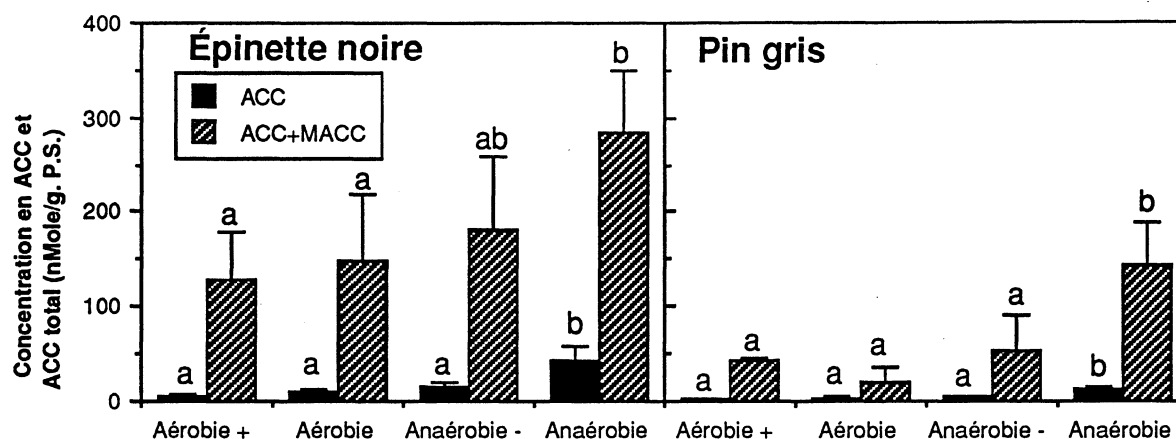


Figure 22. Concentration en ACC et en ACC total (ACC + MACC) dans les racines de semis d'épinette noire et de pin gris après 43 jours de traitement. Moyenne + écart-type, n=3-5. Les moyennes de l'ACC et de l'ACC total ont été comparées séparément par le test de Fisher (PLSD, $P \leq 0,05$).

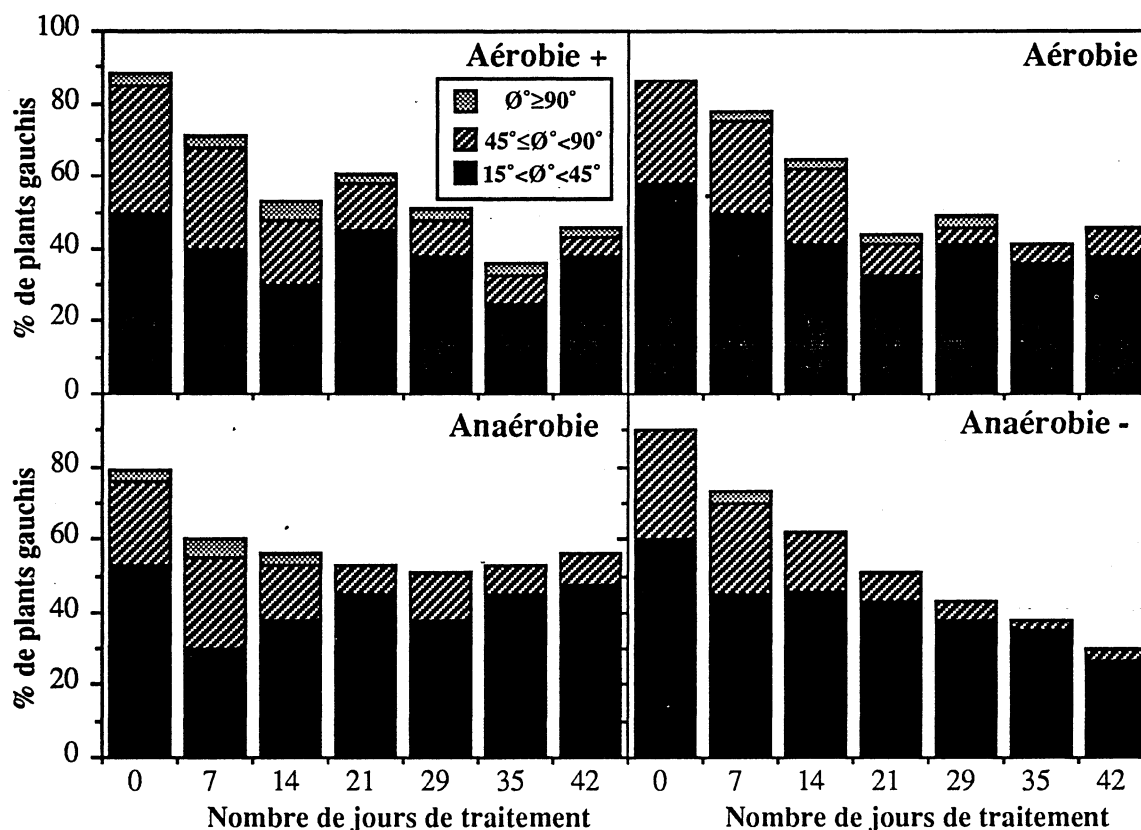


Figure 23. Taux de gauchissement de la tige des semis d'épinette noire au cours des traitements. Les classes de gauchissement correspondent à l'angle de la tige par rapport à la verticale.

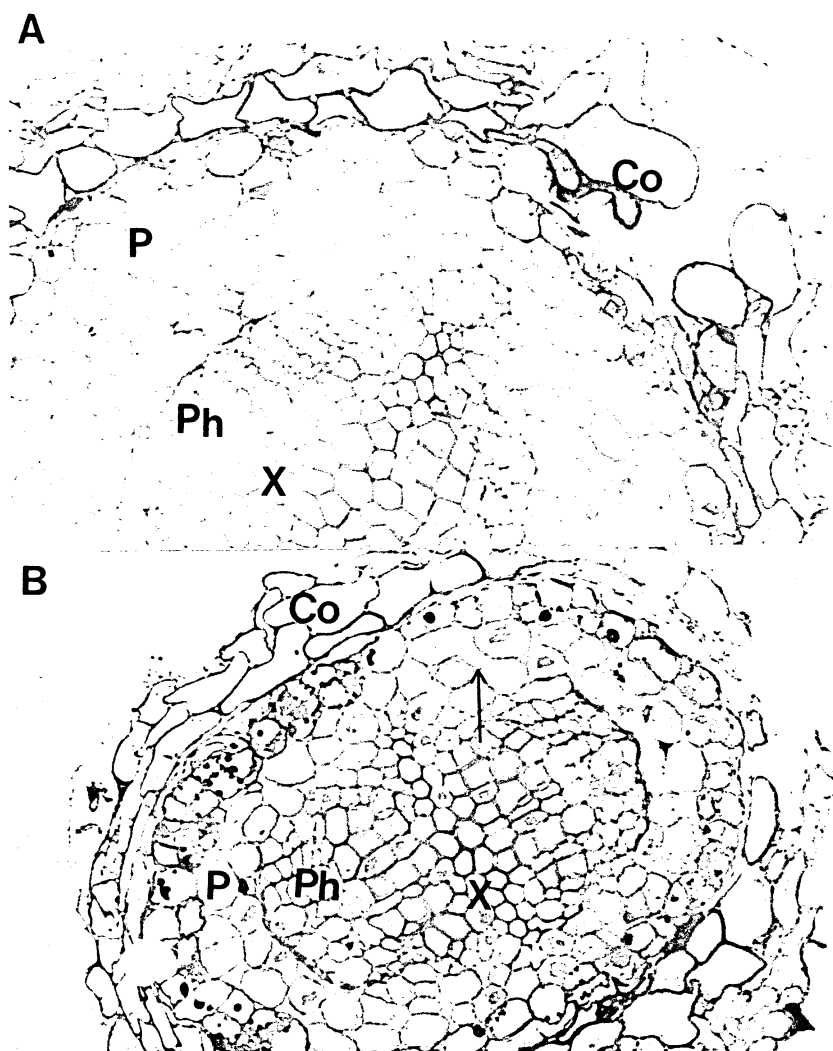


Figure 24. Section transversale d'une racine terminale d'un semis d'épinette noire. (A) aérobie+: péricycle bien formé de cellules parenchymateuses fortement imbriquées. (B) anaérobie-: cellules du péricycle turgescents et espaces intercellulaires (flèche) de nature schyzogène entre les cellules compagnes. CO: cortex; P: péricycle; Ph: phloème; X: xylème. (x536)

traitements (tableau 6). Son péricycle est moins développé, alors que les cellules de parenchyme sont hypertrophiées et arrondies, ce qui permet le développement d'espaces intercellulaires schyzogènes peu étendus à la jonction des cellules compagnes (figure 24). L'endoderme est peu développé et est formé d'une seule couche de cellules aplaties à paroi mince. Pour tous les traitements, le cortex est en voie de désagrégation et n'est plus constitué que de 2 à 3 couches de cellules rectangulaires fortement aplaties radialement. L'épiderme est absent et, dans certain cas, l'endoderme est en contact direct avec l'extérieur.

Tableau 6: Différentiation cellulaire de la racine terminale de semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Traitements	Diamètre total (mm)	Diamètre de la stèle (mm)	Épaisseur du péricycle (mm)
Aérobic +	0,59±0,06 ^a	0,23±0,02 ^a	0,18±0,02 ^a
Aérobic	0,59±0,01 ^a	0,13±0,03 ^b	0,23±0,02 ^b
Anaérobic	0,59±0,02 ^a	0,15±0,03 ^b	0,22±0,02 ^b
Anaérobic -	0,42±0,10 ^b	0,12±0,05 ^b	0,15±0,03 ^a
P (ANOVA)	0,02	0,02	0,01

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne \pm écart-type, $n=3$.

Les racines principales prélevées juste sous la ligne d'immersion, soit à 20 mm sous l'hypocotyle ont un diamètre moyen semblables dans tous les traitements. Ceux-ci n'ont pas eu d'effet sur la différenciation cellulaire puisque le diamètre de la stèle, le nombre de trachéides par file de cellules et l'épaisseur du péricycle ne varient pas d'une manière significative d'un traitement à l'autre (tableau 7). Le péricycle des sections de racine principale prélevées en anaérobic- est formé de cellules de parenchyme très arrondies, formant ainsi un tissu très lâche où les espaces intercellulaires très étendus forment de grands aérénchymes (figure 25). Par contre, les semis du traitement aérobic+ ont un péricycle formé de cellules de parenchyme aplaties fortement imbriquées où les espaces intercellulaires sont absents. Le péricycle est bien développé, quelque soit le traitement. Il est formé de files de cellules péricleinales cutinisées.

Tableau 7: Différentiation cellulaire d'une racine principale d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Traitements	Diamètre total (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur pericycle (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/pericycle	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobic +	1,64±0,27	1,15±0,23	0,25±0,04	36±6	2,4±0,6	0,70±0,05
Aérobic	1,51±0,26	1,01±0,27	0,25±0,04	35±9	2,2±0,8	0,67±0,09
Anaérobic	1,51±0,39	1,05±0,36	0,23±0,03	33±6	2,2±0,7	0,68±0,07
Anaérobic -	1,25±0,06	0,81±0,10	0,22±0,02	25±2	1,8±0,4	0,64±0,05
P (ANOVA)	0,41	0,48	0,81	0,20	0,75	0,76

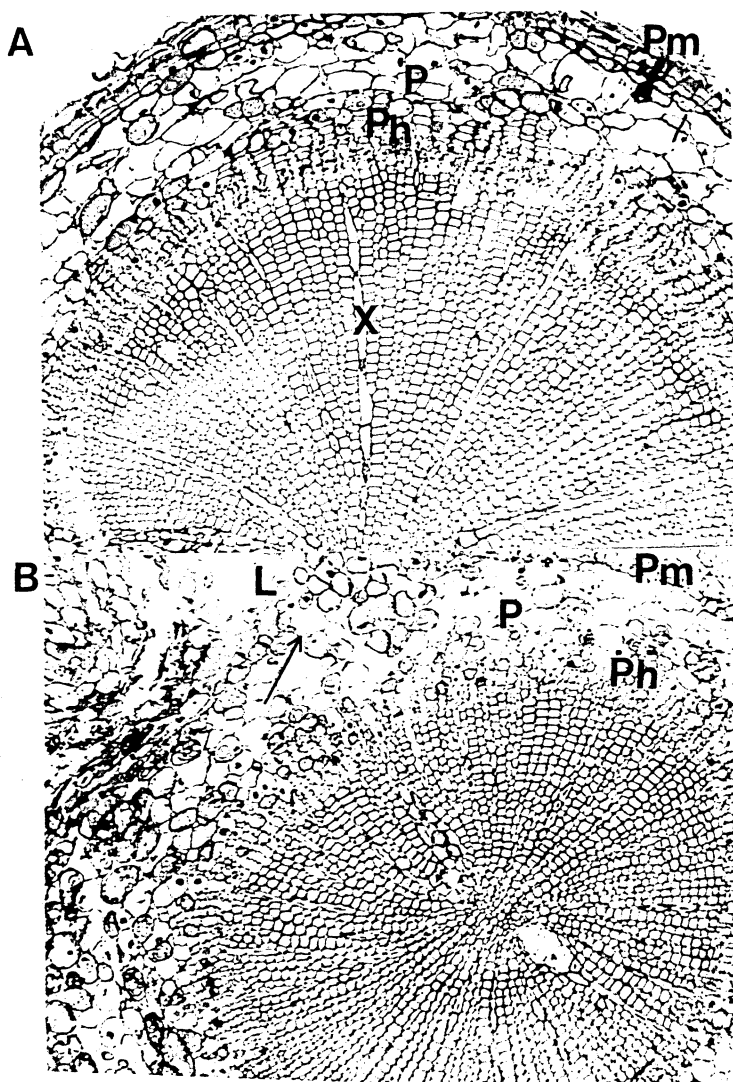


Figure 25. Section d'une racine principale d'épinette noire prélevée juste sous la ligne d'immersion. (A) aérobie+: espaces intercellulaire absents dans le péricycle; le péricycle est bien développé. (B) anaérobie-: présence d'aérénchymes sous-jacentes aux lenticelles.
P: péricycle; Ph: phloème; Pm: péricycle; X: xylème. (x162)

Les lenticelles hypertrophiées au niveau de l'hypocotyle sont très abondantes dans tous les traitements, sauf celui en aérobie+. Elles sont aussi présentes en moins grand nombre sur les racines principales, juste sous la ligne d'immersion. À ce niveau, la rupture du périderme et des cellules très arrondies forment des protubérances d'environ 1 mm à l'extérieur (figure 26). De nombreux espaces intercellulaires sont visibles au voisinage des lenticelles au niveau du cortex (figure 27b). Par contre, le cortex de l'hypocotyle des semis en aérobie+ est fortement imbriqué et les espaces intercellulaires sont peu nombreux (figure 27a). À l'exception de l'hypocotyle, le traitement anaérobie- a inhibé significativement la croissance radiale de la tige (tableau 8). Le xylème a un diamètre plus faible suite à une production moindre de trachéides par file de cellule. Ces trachéides ont une paroi cellulaire plus épaisse et sont de forme arrondie, comme c'est le cas pour le bois de réaction. Il n'y a pas de différence significative dans l'épaisseur de l'écorce. Le traitement anaérobie- a aussi diminué la production de canaux résinifères au niveau de l'hypocotyle (tableau 9). Au niveau de la tige, les espaces intercellulaires sont absents. En anaérobie-, le cortex est formé de cellules de parenchyme turgescents dont le cytoplasme est plus dense que celui des semis en aérobie+. Les traitements n'ont pas influencé la lignification puisque le périderme est bien développé, tant chez les semis en aérobie+ qu'en anaérobie- (Figure 28).

Tableau 8: Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Hypocotyle

Traitements	Diamètre total (mm)	Diam du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/écorce	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobie +	2,94±0,77	2,04±0,62	0,45±0,08	69±16 ^a	2,24±0,31 ^a	0,85±0,02 ^a
Aérobie	3,00±0,38	1,99±0,30	0,51±0,04	71±10 ^a	1,93±0,17 ^a	0,83±0,01 ^a
Anaérobie	2,73±0,29	1,86±0,26	0,43±0,06	61±5 ^a	2,17±0,40 ^a	0,84±0,02 ^a
Anaérobie -	2,13±0,38	1,21±0,20	0,46±0,10	45±6 ^b	1,31±0,12 ^b	0,78±0,01 ^b
P (ANOVA)	0,20	0,10	0,58	0,05	0,01	0,0032

Bas de la tige (premier entrenoeud)

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/écorce	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobie +	2,35±0,38 ^a	1,57±0,30 ^a	0,39±0,05 ^a	49±7 ^a	2,00±0,20 ^a	0,83±0,01 ^a
Aérobie	2,58±0,47 ^a	1,69±0,40 ^a	0,44±0,04 ^a	51±4 ^a	1,90±0,33 ^{ab}	0,83±0,02 ^{ab}
Anaérobie	2,03±0,16 ^{ab}	1,25±0,03 ^{ab}	0,39±0,08 ^a	45±4 ^a	1,68±0,43 ^{ab}	0,81±0,03 ^{ab}
Anaérobie -	1,51±0,26 ^b	1,25±0,03 ^b	0,33±0,09 ^a	33±6 ^b	1,33±0,35 ^b	0,78±0,03 ^b
P (ANOVA)	0,02	0,02	0,32	0,01	0,15	0,12

Milieu de la tige

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/écorce	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobie +	1,67±0,19 ^a	1,67±0,19 ^a	0,31±0,03	26±4	1,67±0,13	0,81±0,01
Aérobie	1,77±0,23 ^a	1,77±0,23 ^a	0,37±0,06	26±4	1,45±0,45	0,79±0,04
Anaérobie	1,71±0,11 ^a	1,71±0,11 ^a	0,35±0,05	25±3	1,48±0,26	0,80±0,02
Anaérobie -	1,15±0,08 ^b	1,15±0,08 ^b	0,29±0,03	18±5	1,03±0,31	0,75±0,04
P (ANOVA)	0,01	0,01	0,18	0,09	0,16	0,11

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

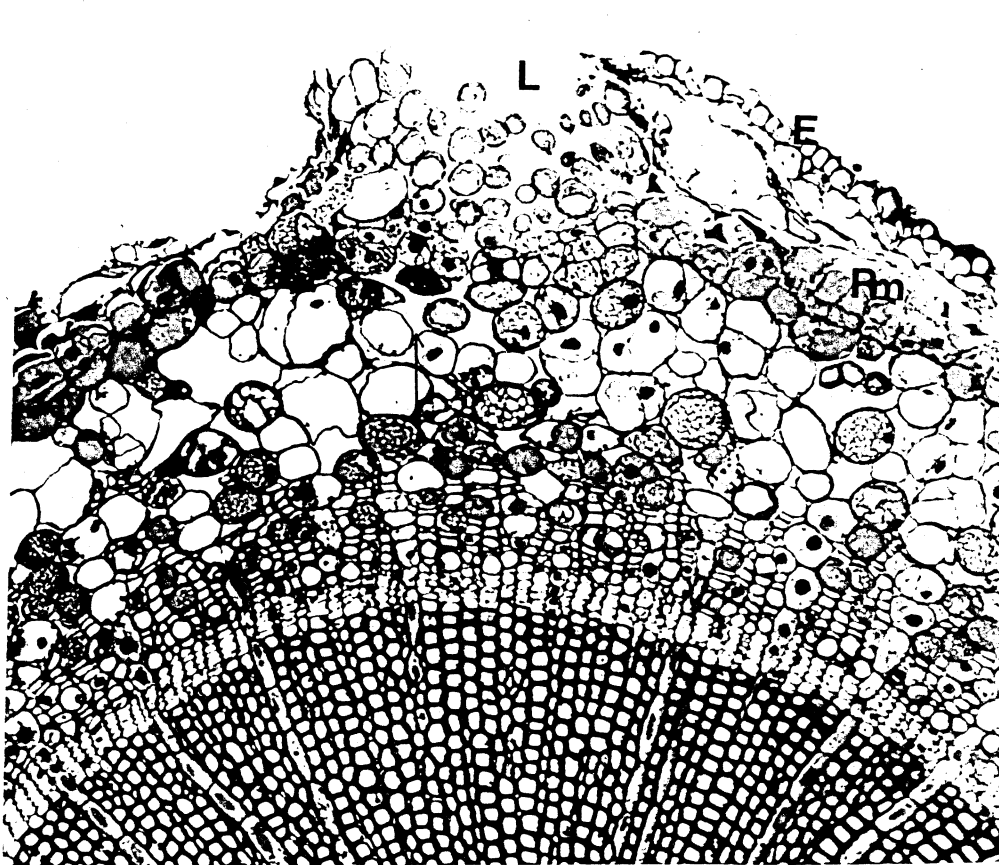


Figure 26. Développement d'une lenticelle hypertrophiée et d'espaces intercellulaires (flèche) sur l'hypocotyle d'un semis d'épinette noire cultivé en anaérobie-. les parenchymes non-conducteurs du phloème proviennent de la division péricleinale des cellules de rayon.
C: cambium; E: épiderme; L: lenticelle; Ph: phloème; Pm: périderme. (x370).

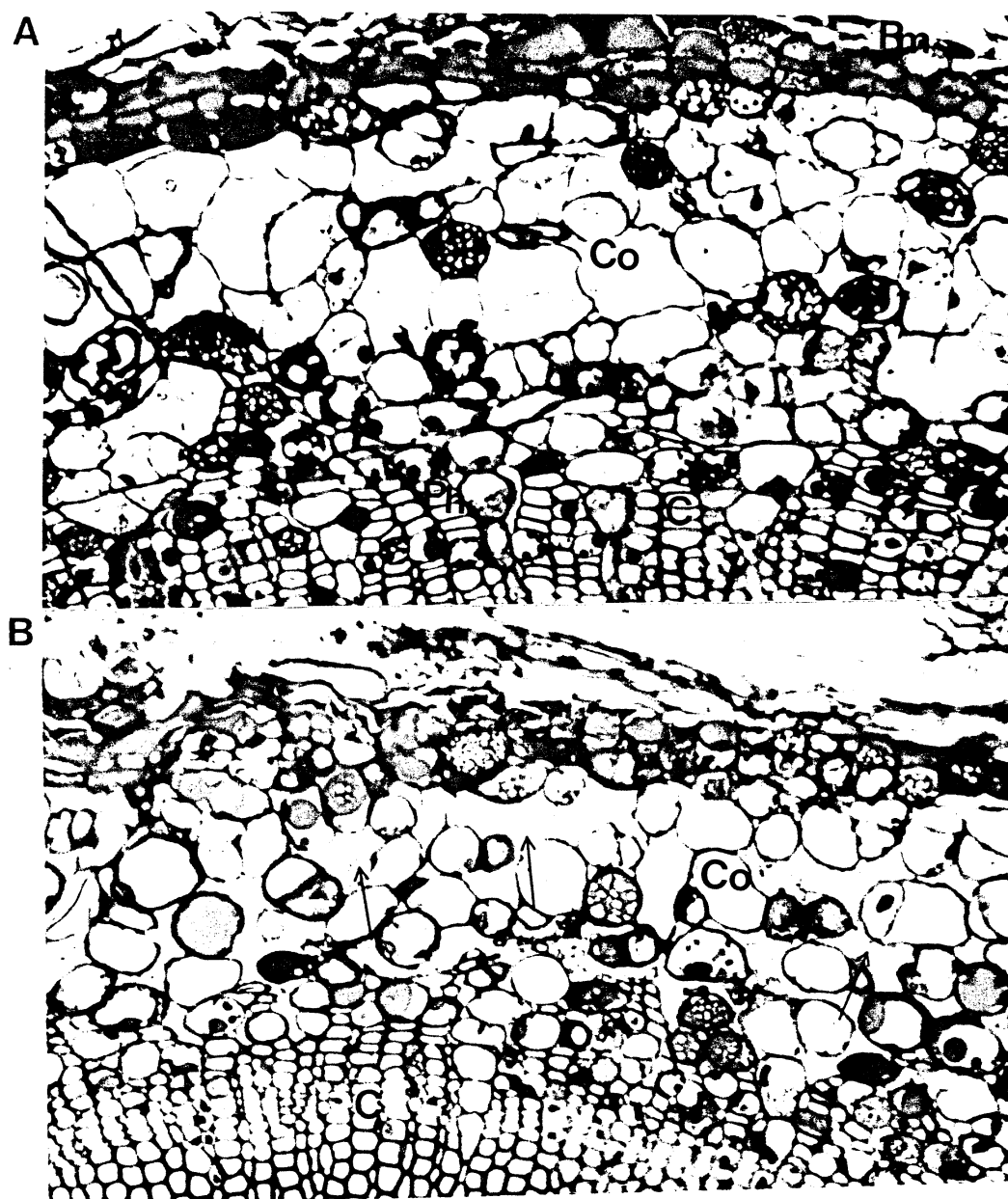


Figure 27. Section de l'hypocotyle d'un semis cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). La flèche indique la présence de nombreux espaces intercellulaires dans le cortex des semis en anaérobie-.
 C: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; Pm: périoderme. (x305)

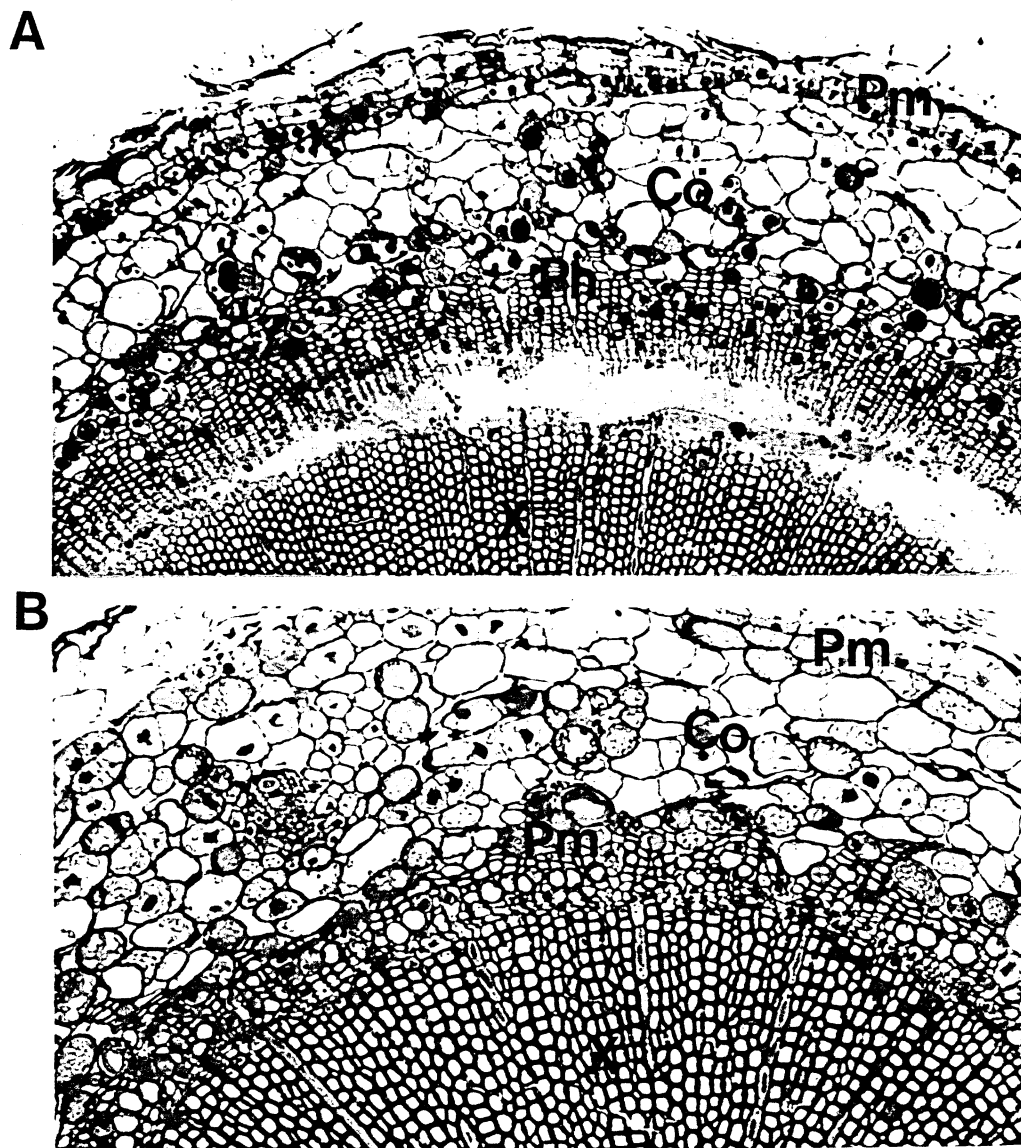


Figure 28. Section de la tige d'un semis cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobic- (B). Dans les deux cas, le périclerme est bien développé et il y a absence des espaces intercellulaires.
 CO: cortex; Ph: phloème; Pm: périclerme; X: xylème. (x210)

Tableau 9: Nombre de canaux résinifères et densité moyenne par surface de xylème (mm^{-2}) à différents niveaux des tiges d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Traitements	Sections					
	Hypocotyle		Base de la tige		Milieu de la tige	
	Nombre	Densité mm^{-2}	Nombre	Densité mm^{-2}	Nombre	Densité mm^{-2}
Aérobic +	11±4 ^a	3,7±1,5	1±2	0,4±0,7	0±1	0
Aérobic	4±5 ^b	1,8±2,1	0±1	0,2±0,3	0	0
Anaérobic	6±4 ^{ab}	2,1±1,6	1±2	1,1±1,2	0	0
Anaérobic -	0±1 ^b	0,2±0,4	0	0	0	0
P (ANOVA)	0,04	0,13	0,54	0,32	0,44	0,44

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne \pm écart-type, $n=3$.

Histologie du pin gris.

Dans les racines terminales des semis en aérobic+, la croissance secondaire n'a pas débuté et la partie centrale de la section est occupée par le méristème médullaire formé de cellules prismatiques non-différenciées (figure 29). Au centre, des lacunes sont observées. Elles sont possiblement d'origine lysogénique puisque des fragments de paroi cellulaire sont visibles. Le péricycle est formé de cellules parenchymateuses isodiamétriques imbriquées. Contrairement à l'épinette noire, le cortex est encore présent et est formé de grosses cellules globulaires avec espaces intercellulaires abondants. L'endoderme est peu développé et se discerne à peine des cellules de parenchyme du péricycle. En anaérobic-, les cellules du péricycle sont hypertrophiées et les espaces intercellulaires occupent une plus grande surface. Des aérénchymes de nature lysogénique sont aussi présents. De plus, l'endoderme est formé de cellules très allongées à paroi épaisse.

Dans les sections de la racine pivotante des semis en aérobic+, le péricycle est formé de deux type de cellules; certaines sont de forme globulaire et les autres sont prismatiques et aplaties radialement (figure 30). On remarque là aussi la présence d'aérénchymes discontinus parsemés de fragments de parois cellulaires. Dans le cas des semis en anaérobic-, les aérénchymes sont plus continus et sont très abondants, surtout en périphérie, à proximité du péricycle.

Les lenticelles sont très abondantes au niveau du cortex et à un degré moindre, sur la racine pivotante juste au-dessous de la ligne d'immersion. Les lenticelles sont formées par un épaissement du phellogène qui résulte de la division péricleinale de ses cellules (figure 31). Des espaces intercellulaires sont présents à proximité. En aérobic+, les cellules parenchymateuses du cortex de l'hypocotyle sont aplaties radialement suite à la croissance radiale du xylème et du phloème (figure 32). Ces cellules sont aplaties contre le péricycle, lequel est bien développé à la fin des traitements. En anaérobic-, le phloème est plus large qu'auparavant et son épaissement est surtout causé par la prolifération de cellules parenchymateuses de forme irrégulière et de grands espaces intercellulaires. Par contre, les éléments conducteurs sont moins nombreux qu'en aérobic+.

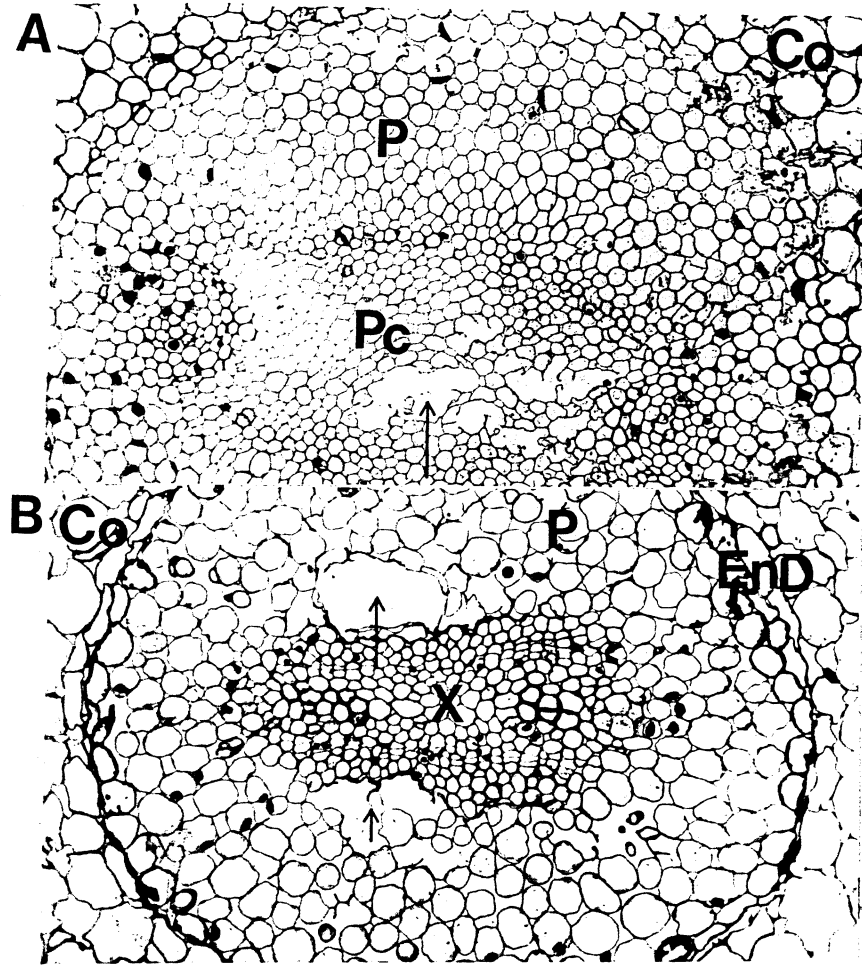


Figure 29. Section transversale d'une racine terminale d'un semis de pin gris en aérobie+ (A) et en anaérobic- (B). En aérobie+, le méristème médullaire n'est pas encore différencié et le péricycle est formé de cellules fortement imbriquées. En anaérobic-, la formation d'aérenchyme dans le péricycle est visible. Ce péricycle est formé de cellules hypertrophiées de forme arrondies laissant apparaître de grands espaces intercellulaires schizogéniques.
 Co: cortex; EnD: endoderme; P: péricycle; PC: procambium; Ph: phloème; X: xylème. (x406).

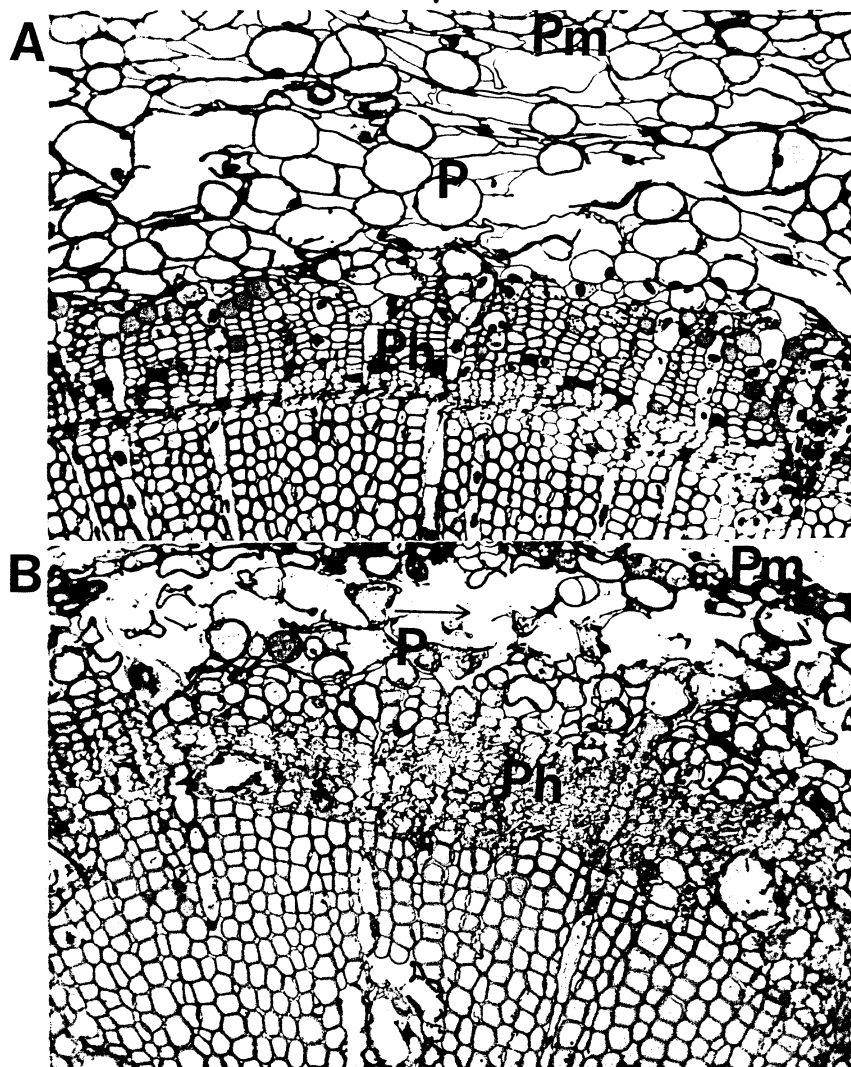


Figure 30. Section de la racine pivotante des semis de pin gris en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). En (B), on remarque la présence d'aérenchymes formant une bande continue juste sous le périderme; C: cambium; P: péricycle; Pm: périderme; Ph: phloème. (x406)



Figure 31. Lenticelle se développant sur l'hypocotyle d'un semis de pin gris cultivé en aérobie+. L: lenticelle. (x210)

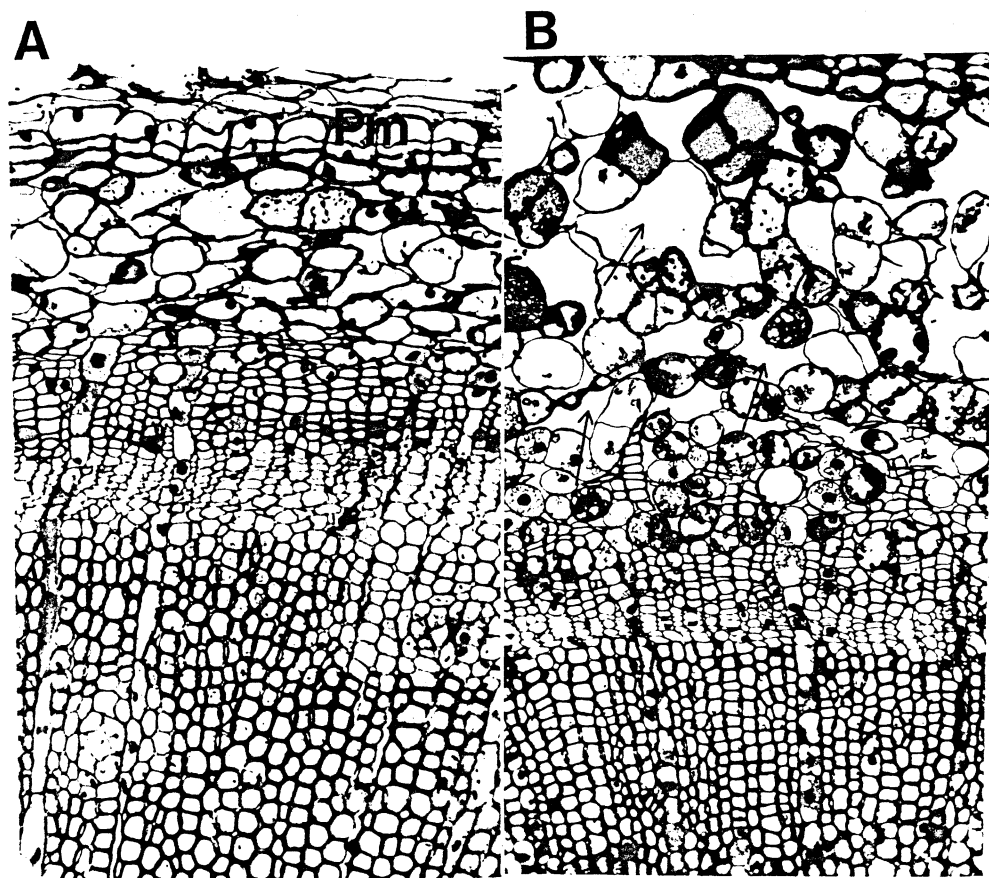


Figure 32. Section de l'hypocotyle de semis de pin gris en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Le cortex de l'hypocotyle des semis en anaérobie- est formé de cellules de parenchyme de formes très irrégulières espacées par de nombreux espaces intercellulaires (flèches). En aérobie+, les cellules du cortex sont aplaties et les espaces intercellulaires sont moins nombreux. (x406)

Dans la tige, des cellules parenchymateuses hypertrophiées très lâches et très vacuolisées sont observées au niveau du phloème (figure 33). Si les espaces intercellulaires sont présents tant en aérobie+ qu'en anaérobie-, ils sont moins importants que dans les sections de l'hypocotyle. Le diamètre du xylème de la tige est significativement plus faible en anaérobie- par rapport aux trois autres traitements (tableau 10). Cette diminution du diamètre du xylème résulte d'une production plus faible de trachéides notamment à la mi-hauteur du semis. L'écorce n'est cependant pas affectée par le degré d'hypoxie du milieu de culture

Tableau 10: Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige des semis de pin gris en fonction de l'oxygénation racinaire.

Hypocotyle

	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/ écorce	Ratio Diam(xylem) /diam (tot)
Traitements						
Aérobic +	4,12±0,70	2,95±0,55	0,59±0,09	87±20	2,51±0,26	0,71±0,02
Aérobic	4,00±0,93	2,78±0,83	0,61±0,14	76±13	2,34±0,71	0,69±0,07
Anaérobic	3,78±0,13	2,70±0,14	0,54±0,05	73±6	2,52±0,31	0,71±0,02
Anaérobic -	3,49±0,24	2,31±0,01	0,59±0,12	68±10	2,00±0,39	0,66±0,05
P (ANOVA)	0,61	0,50	0,87	0,37	0,50	0,51

Bas de la tige

	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/ écorce	Ratio Diam(xylem) /diam (tot)
Traitements						
Aérobic +	3,57±0,51 ^a	2,60±0,40 ^a	0,48±0,08	59±17	2,72±0,41 ^a	0,73±0,03 ^a
Aérobic	3,47±0,55 ^a	2,27±0,42 ^a	0,60±0,09	65±15	1,88±0,24 ^b	0,65±0,03 ^b
Anaérobic	3,42±0,18 ^a	2,31±0,09 ^a	0,56±0,06	62±5	2,09±0,22 ^b	0,68±0,02 ^b
Anaérobic -	2,45±0,34 ^b	1,57±0,17 ^b	0,44±0,09	51±4	1,79±0,21 ^b	0,64±0,03 ^b
P (ANOVA)	0,04	0,02	0,16	0,51	0,02	0,02

Milieu de la tige

	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/ écorce	Ratio Diam(xylem) /diam (tot)
Traitements						
Aérobic +	2,97±1,08	2,21±0,62 ^a	0,38±0,25	51±10 ^a	3,41±1,16 ^a	0,76±0,07 ^a
Aérobic	3,53±0,49	2,19±0,24 ^a	0,67±0,17	52±7 ^a	1,70±0,40 ^b	0,62±0,06 ^b
Anaérobic	3,31±0,11	2,17±0,15 ^a	0,57±0,03	49±1 ^a	1,90±0,22 ^b	0,65±0,03 ^b
Anaérobic -	2,40±0,45	1,37±0,13 ^b	0,52±0,17	37±2 ^b	1,39±0,34 ^b	0,58±0,06 ^b
P (ANOVA)	0,23	0,05	0,28	0,04	0,02	0,02

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

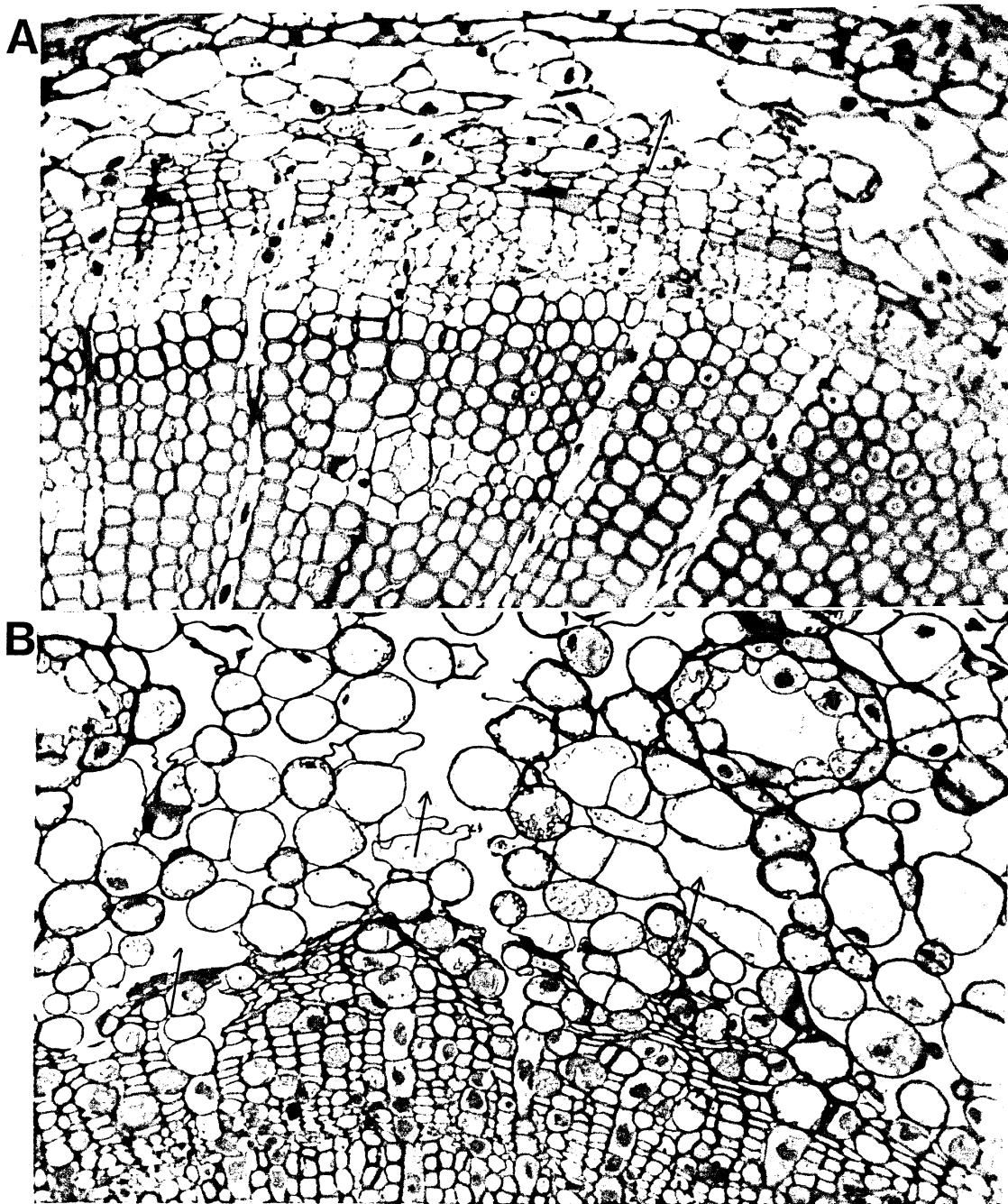


Figure 33. Section de la tige de semis de pin gris en aérobie (A) et en anaérobie- (B). Il y a eu formation d'aérenchymes (flèches) dans les deux cas. (x586)

Discussion.

La diminution de l'oxygène au niveau des racines a affecté négativement la croissance et la vigueur des plants. Les semis de pin gris se sont montrés moins tolérants que ceux d'épinette noire, particulièrement en condition de traitement anaérobie. Chez la première espèce, une sénescence prématurée caractérisée par une chlorose généralisée du feuillage et une piètre croissance tant de la partie épigée que racinaire affecte les semis. Ces symptômes sont absents chez l'épinette noire, même si la croissance est fortement inhibée.

Cette différences se reflète dans l'habitat qu'occupent ces deux essences typiques de la région forestière boréale. En peuplement naturel, le pin gris se retrouve surtout sur des sols sablonneux bien drainés, tandis que l'épinette noire s'accommode d'une grande diversité de sites, allant des pentes et terrains plats bien égouttés aux tourbières (Hosie 1987). Tang et Kozlowski (1983) ont aussi observé que les semis de pin gris s'adaptent mal à l'inondation du sol; après seulement 15 jours d'inondation, les aiguilles étaient endommagées et la croissance sévèrement inhibée.

L'inondation du sol a pour effet de diminuer considérablement l'approvisionnement en oxygène au système racinaire. En plus, elle induit des carences minérales et l'accumulation de composés phytotoxiques provenant de la respiration anaérobie. D'ailleurs, Topa et McLeod (1986a) ont observé que les symptômes de sénescence sont plus sévères lorsque des semis de pin sont cultivés sur sol inondé comparativement à une culture hydroponique non-oxygénée. Les même auteurs (1986b) ont observé chez différentes espèces de pin que l'anaérobiose interfère avec l'acquisition nette de certains éléments minéraux; cependant leurs données sont insuffisantes pour préciser si la diminution de l'absorption minérale résulte de la diminution de l'efficacité d'absorption ou de la réduction de la surface d'absorption des racines. Zincan *et al* (1974) ne remarque qu'une déficience marginale en N, K, Mg et Ca chez les semis d'épinette et de pin gris lorsque la concentration en O_2 est inférieure à 3 ppm; ces déficiences sont insuffisantes pour induire des carences dans les tissus. Le système de culture utilisé dans notre expérience minimise les effets des carences minérales et l'accumulation des produits phytotoxiques à cause du grand volume des bassins et de la circulation constante de la solution nutritive. Les modifications dans le patron de croissance et la morphologie des semis observées dans cette expérience résultent donc principalement des conditions d'aération du milieu de culture.

La croissance des semis est inhibée par une diminution de la concentration en oxygène dissoute dans la solution nutritive. Chez le pin gris en particulier, le barbotage d'air du traitement aérobie+ n'est pas suffisant pour fournir une quantité suffisante d'oxygène aux racines. En effet, une diminution de la biomasse racinaire les premières semaines des traitements, la formation d'un bourgeon apical suivie de la dormances des semis, l'hypertrophie du collet et le développement de lenticelles hypertrophiées apparaissent même dans ce traitement ce qui indiquent un état de stress chez les semis. Nos résultats sont en contradiction avec certains travaux antérieurs sur la concentration minimale en O_2 nécessaire à la croissance. Ainsi Zincan *et al*. (1974) affirment que la croissance et la vitalité des semis d'épinette noire et de pin gris ne sont réduites qu'à partir d'une concentration en O_2 de 2% (27% de saturation). Topa et McLeod (1986a) n'observe pas de diminution de la hauteur et de la biomasse de la tige chez les semis de *Pinus taeda* et *serotina* cultivés en solution déoxygénée, mais uniquement chez *Pinus clausa*, une espèce réputée intolérante à l'inondation. Pour *Pinus halepensis*, l'accroissement en hauteur n'est pas affecté après 43 jours d'inondation du sol; par contre, la biomasse aérienne est réduite, car il y a inhibition de la croissance des aiguilles (Yamamoto *et al*. 1987). Nos résultats indiquent plutôt qu'il n'y a pas de seuil de tolérance à un déficit en oxygène au niveau racinaire et qu'un déficit prolongé en O_2 inhibe la croissance en hauteur et en diamètre de la tige, ainsi que la biomasse des

racines des jeunes semis d'épinette noire et de pin gris. La réponse à l'inondation du sol dépend en premier lieu de l'espèce, suivant qu'elle est tolérante ou intolérante à l'hypoxie. D'autres facteurs peuvent intervenir comme l'âge du plant et les conditions de l'environnement (température, luminosité, humidité de l'air).

Les racines sont particulièrement sensibles à une déficience en oxygène. Ainsi, la biomasse racinaire diminue durant les premières semaines des traitements, car il y a arrêt de l'allongement des racines et carie des racines déjà en place, notamment celles qui ne sont pas lignifiées. La réaction du système racinaire des semis d'épinette noire âgés de 2 à 4 ans à des sols saturés en eau a été étudiée par Levan et Riha (1986); les racines les plus profondes n'atteignaient que 100 mm sous la surface du plan d'eau, même après une période maximale de croissance de 30 jours. L'arrêt de la croissance racinaire en longueur indique que la respiration anaérobie est insuffisante pour permettre le maintien de l'activité cellulaire. Johnson *et al* (1989) ont montré que, chez des plants de maïs placés en condition de culture anaérobie, la concentration en ATP atteint des valeurs très basses après seulement 24 heures d'anaérobiose; elle le demeure tant que ces conditions sont maintenues. Parallèlement à cela, l'activité de l'alcool déshydrogénase (ADH) augmente. Par ailleurs, l'étude de l'ultrastucture des racines terminales de la courge (*Cucurbita pepo*) exposée pendant 24 heures à un milieu anoxique montre que les mitochondries sont irréversiblement endommagées (Vartapatian 1973).

Après 2 à 3 semaines de traitements, les semis d'épinette noire et de pin gris se sont adaptés aux conditions hypoxiques du milieu de culture en formant des racines adventives sur la portion immergée de l'hypocotyle ou sur les racines déjà en place, en plus de former des lenticelles hypertrophiées au niveau du collet. La formation de lenticelles et de racines adventives est caractéristique des plantes ligneuses adaptées à l'inondation. Cette adaptation morphologique se rencontre tant chez les feuillus (Tang et Kozlowski 1982a, 1982b; Angeles *et al.* 1986) que chez les résineux (Topa et McLeod 1986a, 1986c, 1988; McKevlin *et al.* 1987).

L'inhibition de la croissance racinaire lors des premières semaines de traitement entraîne une augmentation spectaculaire du rapport biomasse tige/racine chez l'épinette noire. Par la suite, la reprise de la croissance racinaire diminue grandement ce rapport. Chez le pin gris, au contraire, ce rapport reste pratiquement constant. L'arrêt de la croissance en hauteur occasionné par la dormance a permis de canaliser les ressources en carbone vers la formation d'un nouveau système racinaire formé de racines adventives et d'équilibrer les pertes d'eau par transpiration et les gains par l'absorption de l'eau au niveau des racines.

Il est probable que la dormance des semis de pin gris soit directement reliée aux stress occasionnés par l'hypoxie. Cette dormance serait un mécanisme d'adaptation permettant la survie du plant. Coutts (1981) a remarqué que des semis d'épinette de sitka en dormance sont plus résistants à l'inondation du sol que ceux en croissance active. L'arrêt de la croissance de la partie épigée permet de conserver un équilibre entre la surface d'évaporation (les aiguilles) et la surfaces d'absorption de l'eau (les racines). Les semis de pin gris ont une importante surface foliaire comparativement à l'épinette noire. Cette espèce est donc défavorisée lorsque l'inondation du sol provoque l'arrêt de la croissance des racines ou la réduit. Il est fort probable que la piètre adaptation des semis de pin gris résulte du stress hydrique causé par une trop forte évaporation par rapport à une trop faible absorption de l'eau, la surface des racines étant trop faible par rapport à la surface du feuillage nécessaire pour combler les besoins hydriques du semis.

Il est démontré que l'inondation du sol stimule la production de l'acide abscissique (ABA) dans les racines (Reid et Bradford 1984) et l'application exogène d'ABA induit la dormance (Kramer et Kozlowski 1979; Walton 1980). Il est donc plausible que le stress produit par

l'hypoxie ait stimulé la production d'ABA dans les racines et que son transport vers la tige via le xylème a induit la dormance des semis de pin gris. Il semble donc que les semis d'épinette noire soient plus résistants aux stress, même en période de croissance, et qu'ils peuvent supporter beaucoup mieux un déséquilibre entre les tissus responsables de la transpiration (les aiguilles) et les racines qui combleraient les besoins hydriques des semis.

Le développement de lenticelles et de racines adventives au niveau du collet permet aux semis d'épinette noire et de pin gris de s'adapter aux conditions d'hypoxie en permettant le passage de l'air de l'atmosphère aux racines via les lenticelles qui se développent sur l'hypocotyle. Si ces deux espèces produisent ces structures, l'épinette noire s'adapte beaucoup mieux que le pin gris aux conditions stressantes de par sa capacité plus élevée de produire des racines adventives tout en maintenant une croissance active de la partie érigée. Chez le pin gris, l'arrêt de la croissance de la tige permet de maintenir un équilibre entre les besoins physiologiques de la partie érigée et du système racinaire. Cependant, le développement de racines adventives est souvent trop lent. Le déséquilibre ainsi créé entre l'absorption de l'eau et la transpiration cause l'assèchement des aiguilles et éventuellement la mort du semis.

L'examen des sections microscopiques des racines et de l'hypocotyle chez l'épinette noire et le pin gris montre l'existence d'un continuum entre l'atmosphère externe et les racines lorsque la tension en O_2 au niveau des racines est réduite. Ce continuum se fait via les lenticelles et les espaces intercellulaires. Ceux-ci se développent dans la région péricyclique des racines et dans le cortex ou le phloème non conducteur de l'hypocotyle. Ces changements morphologiques ont aussi été observés chez d'autres plantes ligneuses (Yamamoto *et al.* 1987; Topa et McLeod 1986c, 1988; Tang et Kozlowski 1982a, 1982b; Angeles *et al.* 1986; McKevlin *et al.* 1987). Topa et McLeod (1988) ont montré que ces espaces intercellulaires permettent effectivement la diffusion de l'oxygène dans les racines en utilisant la technique de la teinture à l'indigo-carmin. L'accumulation de fer oxydé dans les racines de semis de pin à encens est aussi un indice que l'oxygène diffuse librement dans les racines par les espaces intercellulaire (McKevlin *et al.* 1987).

Ces espaces intercellulaire sont formés suite à la diminution de la tension de O_2 dans les racines. Ils sont créés par la division de cellules parenchymateuses hypertrophiées et turgescentes de forme arrondies. La formation d'aérenchymes de nature schizogène prédomine chez l'épinette noire. Chez le pin gris, la présence de fragments de paroi cellulaire indique que la formation des aérenchymes peut être aussi de nature lysogénique. Kawase (1981) a démontré que l'anaérobiose stimule la production de l'éthylène qui à son tour augmente l'activité de la cellulase qui cause la formation d'aérenchymes chez les plants de *Lycopersicum esculentum* et de *Phaseolus vulgaris*. Chez les plantes ligneuses, la formation d'aérenchymes est surtout de nature schyzogène (Topa et McLeod 1986c; McKevlin *et al.* 1987). La formation d'espaces intercellulaires et d'aérenchymes est limitée au tissu immergé ou juste au dessus de la zone de submergence. En effet, ils sont absents de la tige.

L'éthylène serait l'agent causal de l'hypertrophie du collet et de la formation d'aérenchyme et de lenticelles hypertrophiées. L'éthylène est reconnu pour causer l'hypertrophie des tissus. Ainsi l'application d'Éthrel, un composé qui se dégrade en éthylène, cause l'hypertrophie localisé du tronc de *Pinus radiata* (Barker 1979) et de *Picea abies* (Ingemarsson *et al.* 1991). L'augmentation du diamètre de la tige chez des semis de *Pinus taeda* suite à l'application d'Éthrel est surtout causée par la stimulation de la croissance du phloème, même si l'accroissement radial du xylème est inhibé (Telewski *et al.* 1983). Les travaux de Topa et McLeod (1988) montrent qu'un traitement exogène à l'éthylène de semis de *Pinus resinosa* induit la formation d'aérenchymes dans les racines, de façon similaire aux conditions hypoxique. Nos travaux montrent qu'effectivement l'hypoxie sévère stimule la

production d'éthylène dans les racines des semis d'épinette noire et de pin gris et que le potentiel de production d'éthylène est plus élevé chez l'épinette. Chez les deux espèces, ce potentiel est plus élevé dans les racines que dans la tige. Simultanément, la concentration d'ACC est plus élevée dans les racines en condition d'hypoxie. Cependant, les fortes concentrations en MACC retrouvées dans cette expérience impliquent que la voie de la malonylation de l'ACC agit comme un mécanisme de régulation très important de la voie biosynthétique de l'éthylène chez les deux espèces. Ce composé est inactif et s'accumule dans les tissus. De plus, la conjugaison de l'ACC en MACC est essentiellement irréversible (Hoffman *et al* 1983). La conversion de l'ACC en MACC régularise donc la biosynthèse de l'éthylène en soustrayant l'excès d'ACC des semis.

Malgré le fait que l'anaérobiose stimule la production d'ACC dans les racines, il n'y a pas d'augmentation simultanée de l'éthylène dans la tige. Chez les plants de tomate, l'inondation du sol induit la production d'ACC dans les racines, lequel est transloqué via le xylème dans la tige où, en présence d'oxygène, il est transformé en éthylène (Bradford et Yang 1980). Yamamoto *et al* (1987) ont démontré qu'il existe une relation entre l'accumulation de l'ACC dans les racines de semis inondés de *Pinus halepensis* et l'augmentation simultanée de la production d'éthylène au niveau de la tige. Cependant, la production d'éthylène diminue graduellement de la base du plant vers le haut, la région immergée ayant le plus haut taux de production. Il existe donc un gradient décroissant vers le haut qui fait que lorsque l'éthylène est mesuré en incubant le semis au complet, la production de cette hormone par les plants inondés est à peine plus élevée que celle produite par les plants témoins (Yamamoto *et al* 1987). D'ailleurs, Tang et Kozlowski (1982a) ont montré que l'augmentation de la production d'éthylène est associée à la présence de lenticelles hypertrophiées au-dessus de la portion immergée de la tige chez *Quercus macrocarpa*. Les données de cette expérience indiquent que l'anaérobiose a stimulé la production d'ACC dans les racines et que la conversion de l'ACC en éthylène en présence d'oxygène se fait juste au-dessus de la zone d'immersion. La présence de lenticelles hypertrophiées et d'aérenchymes est d'ailleurs caractéristique d'une production accrue d'éthylène. L'absence d'augmentation d'éthylène dans la tige est justement causée par la présence même de ces lenticelles puisque l'éthylène peut diffuser hors des tissus via celles-ci.

La concentration plus élevée d'éthylène dans les tiges d'épinette noire et de pin gris en aérobie+ peut aussi s'expliquer en fonction du statut hydrique des semis. L'anaérobiose du sol suite à l'inondation conduit à une réduction rapide de la transpiration, de la conductance des stomates et de la photosynthèse chez de nombreuses espèces de plantes ligneuses (Pezeshki et Chambers 1985; Vu et Yelenoski 1991; Zaerr 1983; Grossnickel 1987). Topa et Mcleod (1986a) notent une diminution du contenu hydrique des semis de différentes espèces de pin cultivées en anaérobiose. En fait, l'anaérobiose des racines induit un stress hydrique chez les plants. Morgan *et al.* (1990) ont montré qu'un stress hydrique diminue le taux de production de l'éthylène dans la tige. De plus, Stumpff et Johnson (1987) ont montré que le taux de production chez les semis de *Pinus taeda* augmente légèrement avec le stress initial, mais diminue par la suite simultanément avec la diminution du potentiel hydrique des aiguilles. Ainsi la modulation de la synthèse de l'éthylène par l'ACCase et de l'EFE est influencée par le degré de stress hydrique du plan dans la partie aérienne. Il est donc logique de croire que, dans notre expérience, l'anaérobiose racinaire a provoqué un stress hydrique suite à la diminution de la surface racinaire et à un changement dans la perméabilité des racines. La diminution du potentiel hydrique de la tige a ainsi influencé négativement la synthèse de l'éthylène, soit au niveau de l'ACCase et de l'EFE. Les semis cultivés en anaérobiose auraient donc un potentiel hydrique moins élevé et, conséquemment, une production d'éthylène plus faible.

Le degré d'oxygénation racinaire n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire, la fréquence et le degré des défauts étant à peu près égaux dans tous les

traitements. Le gauchissement est un défaut de croissance qui se retrouve fréquemment en production de plants en serre lors de la période de croissance exponentielle en longueur de la tige; les semis du traitement anaérobie- ayant une faible croissance érigée, il est logique que ce traitement montre le plus bas taux de gauchissement. L'anaérobiose racinaire de longue durée provoquée par les traitements anaérobie et anaérobie- correspond à une situation extrême qui est peu probable dans une production serricole. Cependant, les semis d'épinette noire sont beaucoup moins tolérants à l'hypoxie que ce qui était rapporté dans la littérature (Zincan *et al.* 1974). En fait l'hypoxie a surtout une influence négative sur la croissance des racines, la partie érigée étant beaucoup moins affectée. Un mauvais drainage du substrat de culture est plus susceptible d'influencer négativement la croissance des semis d'épinette noire, particulièrement leur système racinaire, que le taux de gauchissement. De plus, l'éthylène ne semble pas jouer un rôle dans le gauchissement puisque ce composé n'est pas transloqué très haut dans la tige lorsque les conditions hypoxiques stimulent la formation d'ACC dans les racines. De plus, les aérénchymes qui pourraient affaiblir la capacité de charge de la tige sont uniquement localisés dans les racines et dans la région du collet.

Conclusions.

La diminution de la concentration en oxygène dans la solution nutritive a inhibé la croissance des parties aérienne et racinaire des semis d'épinette noire et de pin gris cultivés en bassins hydroponiques. Contrairement à des travaux publiés antérieurement, la tolérance de l'épinette noire au déficit en oxygène est moins grande que citée puisque la croissance de la biomasse décroît proportionnellement à la diminution de l'oxygène fournie aux racines. Les semis cultivés dans une solution nutritive saturée en oxygène ont aussi montré une réduction de leur biomasse dans le cas du pin gris.

L'anaérobiose racinaire a stimulé la production d'ACC dans les racines chez les deux espèces. L'augmentation de la production d'éthylène qui en résulte a induit la formation de racines adventives, de lenticelles hypertrophiées et d'aérénchymes dans la région péricyclique des racines et dans le cortex de l'hypocotyle au niveau du collet. Les espaces intercellulaires sont de nature schizogène, même si une origine lysogénique n'est pas à écarter dans le cas particulier du pin gris. Les grandes concentrations en MACC retrouvées dans les racines des deux espèces indiquent que la voie de la malonylation de l'ACC joue un rôle important dans la régulation de l'éthylène dans le cas d'un stress occasionné par un déficit en oxygène au niveau racinaire. La formation de lenticelles hypertrophiées et d'espaces intercellulaires qui permettent le libre passage de l'air de l'atmosphère vers et dans les racines est caractéristique d'espèces bien adaptées à l'inondation du sol. Si le pin gris, une espèce décrite comme intolérante à l'inondation, montre une certaine plasticité morphologique au niveau des racines, plasticité qui est visible par la mise en place de tissus ou de structures d'aération racinaire, ces modifications morphologiques sont insuffisantes pour permettre aux semis de s'adapter à long terme aux conditions stressantes d'inondation. Le pin gris ayant une très grande surface foliaire par rapport à la masse racinaire en condition d'hypoxie, une transpiration excessive induit un stress hydrique qui peut aller jusqu'à l'assèchement et la mort du semis.

Le degré d'oxygénation racinaire n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire. L'éthylène ne paraît pas jouer de rôle direct dans le gauchissement, du moins dans le contexte d'une diminution de l'oxygénation racinaire. En effet, l'ACC produit dans les racines n'est pas transloqué dans la tige; il est plutôt transformé en éthylène dans la zone du collet, endroit où il diffuse à l'extérieur du plant *via* les lenticelles hypertrophiées. Si une irrigation excessive associée à un mauvais drainage du substrat n'influence pas le gauchissement, du moins directement, ces conditions influenceront négativement la croissance des semis d'épinette noire.

BIBLIOGRAPHIE:

- Ahlgren, C. E., and Hansen, H. L.. 1957. Some effects of temporary flooding on coniferous trees. *J. For.* 55: 647-650.
- Angeles, G., Evert, R. F., and Kozlowski, T. T. 1986. Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 585-590.
- Bailon, J.P., Dorlot, J.M., Haenny, L., Masounave, J. et Rigaud, M. 1980. Les propriétés mécaniques. *Dans Des matériaux. Éditeur Palissy. École polytechnique de Montréal, Montréal.* p. 207-255.
- Barker, J.E. 1979. Growth and wood properties of *Pinus radiata* in relation to applied ethylene. *N. Z. J. For. Sci.* 9: 15-19.
- Bissonnette, J. 1987. Influence des combinaisons d'arrosage sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire *Picea mariana*. Rapport d'initiation à la recherche, Module de Biologie, UQAC. 21 p.
- Bradford, K. J., and Yang, S. F. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiol.* 65: 322-326.
- Coutts, M.P. 1981. Effects of waterlogging on water relations of actively-growing and dormant sitka spruce seedlings. *Ann. Bot.* 47: 747-753.
- Drew, M.C. 1990. Sensing soil oxygen. *Plant, Cell and Env.* 13: 681-693.
- Epstein, E. 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons Inc., New York. 412 p.
- Feder, F., and O'Brien, T. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Am. J. Bot.* 55: 123-142.
- Firn, R.D. 1986. Phototropism. *In Photomorphogenesis in plants. Editors R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg. Martinus Nijhoff Publ., Boston.* p. 369-389.
- Firn, R.D., and Digby, J. 1980. The establishment of tropic curvatures in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 131-148.
- Fitter, A.H., and Hay, R.K.M. 1987. Environmental Physiology of Plants. 2nd Edition. Academic Press, New-York. 423 p.
- Gonzalez, A., et D'Aoust, A.L. 1990. Le régime hydrique et la nature des substrat dans la culture des semis en conteneurs. *Dans Compte rendu du 3e atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, Chicoutimi, 9 et 10 novembre 1988. Éditeur Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Direction de la Recherche et du Développement.* p. 133-152.
- Grossnickle, S.C. 1987. Influence of flooding and soil temperature on the water relations and morphological development of cold-stored black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 821-828.

- Hejnowicz, Z. 1967. Some observations on the mechanism of orientation movement on the woody stems. *Amer. J. Bot.* 54: 684-689.
- Hoffman, N.E., Liu, Y., and Yang, S.F. 1983. Change in 1-(malonylamino)cyclopropane-1-carboxylic acid content in wilted wheat leaves in relation to their ethylene production rates and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content. *Planta* 157: 518-523.
- Hosie, R.C. 1987. Arbres Indigènes du Canada. Fides, Montréal. 389 p.
- Ingemarsson, B.S.M., Eklund, L., and Eliasson, L. 1991. Ethylene effects on cambial activity and cell wall formation in hypocotyls of *Picea abies* seedlings. *Physiol. Plant.* 82: 219-224.
- Jackson, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 145-174.
- Johnson, J., Cobb, B. G., and Drew, M. C. 1989. Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 91: 837-841.
- Kawase, M. 1979. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. *Amer. J. Bot.* 66: 183-190.
- Kawase, M. 1981. Effect of ethylene on aerenchyma development. *Amer. J. Bot.* 68: 651-658.
- Kawase, M., and Whitmoyer, R.E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. *Amer. J. Bot.* 67: 18-22.
- King, D. A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* 67: 980-990.
- Kozlowski, T. T. 1984. Responses of woody plants to flooding. *In* Flooding and plant growth. *Editor* T.T. Kozlowski. Academic Press, New York. p. 129-163.
- Kozlowski, T. T., and Pallardy, S. G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. *In* Flooding and plant growth. *Editor* T. T. Kozlowski. Academic Press, New York. p. 165-193.
- Kramer, P.J., and Kozlowski, T.T. 1979. Physiology of Woody Plants. Academic Press, New York. 811 p.
- Langlois, C.G., et Carrier, C. 1985. La culture en récipient - croissance, conditions culturales et fertilisation. *Dans* Compte rendu du 2e Atelier de travail sur la Culture en Récipients, Sainte-Foy, Québec, 29 et 30 novembre 1984. *Éditeur* Service canadien des Forêts, Centre de recherche forestière des Laurentides, Sainte-Foy, Québec. p. 36-64.
- Levan, M. A., and Riha, S. J. 1986. Response of root systems of northern conifer transplants to flooding. *Can. J. For. Res.* 16: 42-46.
- Levitt, J. 1980. Excess Water or Flooding Stress. *In* Responses of Plants to Environmental Stresses, 2nd Edition. Volume II: Water, Radiation, salt, and other stresses. *Editor* J. Levitt. Academic Press, New-York. p. 213-280.

- Lizada, M.C.C., and Yang, S.F. 1979. A simple method for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Anal. Biochem.* 100: 140-145.
- Lord, D., Allaire, J., et Gagnon, D. 1990. Effets du niveau de dessèchement du substrat avant le réarrosage sur le gauchissement et la croissance des semis d'épinettes noires produits en récipients. Rapport préliminaire d'un projet conjoint UQAC-Coopérative forestière de Girardville-Coopérative forestière de Ferland-Boileau, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi. 9 p.
- Lord, D., Allaire, J., Brousseau, H., Gagnon, D., Morissette, S., et Walsh, D.. 1990c. Le point sur le gauchissement. *Dans* Compte rendu du 3e atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, Chicoutimi, 9 et 10 novembre 1988. Éditeur Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Direction de la Recherche et du Développement. p. 93-113.
- Lord, D., et Morissette, S. 1990. Utilisation de régulateurs de croissance pour obtenir des plants forestiers mieux équilibrés. Rapport d'étape soumis au CNRC, programme PARI-L, au fonds FAITA du BITA, et à la Coopérative forestière de Laterrière-St-Honoré. Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi. 19 p.
- Lundegårdh, H.G. 1966. The movement of plants: Geotropism. *Dans* Plant physiology. Éditeur F. M. Irvine. W.O. James, New York. p. 431-444.
- Mansour, R., Latché, A., Vaillant, V., Pech, J.-C., and Reid, M.S. 1986. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in ripening apple fruits. *Physiol. Plant.* 66: 495-502.
- McKevlin, M.R., Hook, D.D., McKee, W.H. Jr., Wallace, S.U., and Woodruff, J.R. 1987. Loblolly pine seedlings root anatomy and iron accumulation as affected by soil waterlogging. *Can. J. For. Res.* 17: 1257-1264.
- Meriam, J.L. 1975. Force systems. *In* Statics, 2nd edition SI-version. John Wiley & Sons Inc., New York. p. 15-56.
- Morgan, P.W., He, C.-J., De Greef, J. A., and De Proft, M.P. 1990. Does water deficit stress promote ethylene synthesis by intact plants? *Plant Physiol.* 94: 1616-1624.
- Niklas, K.J. 1989. Mechanical behavior of plant tissues as inferred from the theory of pressurized cellular solids. *Amer. J. Bot.* 76: 929-937.
- Niklas, K.J., and O'Rourke, T.D. 1987. Flexural rigidity of chive and its response to water potential. *Amer. J. Bot.* 74: 1033-1044.
- Parent, J.F. 1991. Contrôle, par l'ajout de régulateurs, de la croissance en hauteur et en diamètre et de la mise en dormance de plants forestiers (*Picea mariana*) cultivés en récipients sous tunnels. Rapport final du Projet R-83217, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec. Université du Québec à Rimouski.
- Pezeshki, S. R. , and Chambers, J.L. 1985. Stomatal and photosynthetic response of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) to flooding. *Can. J. For. Res.* 15: 371-375.
- Pezeshki, S. R. , and Sundstrom, F. J. 1988. Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of *Capsicum annuum* L. *Scientia Hort.* 35: 27-35.

- Reid, D.M., and Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. *In* Flooding and Plant Growth. *Editor* T.T. Kozlowski. Academic. Press, New York.. p. 195-219.
- Ross, S.D., Pharis, R.P., and Binder, W.D. 1983. Growth regulators and conifers: their physiology and potentiel uses in forestry. *In* Plant Growth Regulating Chemicals Vol. II. *Editor* L.G. Nickell. CRC Press, Boca Raton, Florida. p. 35-78.
- Spikman, G. 1987. Ethylene production, ACC and MACC content of freesia buds and florets. *Scientia Hort.* 33: 291-297.
- Stumpff, N.J., and Johnson, J.D. 1987. Ethylene production by loblolly pine seedlings associated with water stress. *Physiol. Plant* 69: 167-172.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1982a. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 12: 196-202.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1982b. Physiological, morphological, and growth responses of *Platanus occidentalis* seedlings to flooding. *Plant and Soil* 66: 243-255.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1983. Responses of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 13: 633-639.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1984. Ethylene production and morphological adaptation of woody plants to flooding. *Can. J. Bot.* 62: 1659-1664.
- Telewski, F.W., Wakefield, A.H., and Jaffe, M.J. 1983. Computer-assisted image analysis of tissues of Ethrel-treated *Pinus taeda* seedlings. *Plant Physiol.* 72: 177-181.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1986a. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. I. Changes in growth and root morphology. *Physiol. Plant.* 68: 523-531.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1986b. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. II. Changes in tissue nutrient concentration and net acquisition. *Physiol. Plant.* 68: 532-539.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1986c. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiol. Plant.* 68: 540-550.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1988. Promotion of aerenchyma formation in *Pinus serotina* seedlings by ethylene. *Can. J. For. Res.* 18: 276-280.
- Vartapetian, B. B. 1970. Aeration of roots in relation to molecular oxygen transport in plants. *Proc. Uppsala Symp. (Ecology and conservation 5)*. 259-265.
- Voesenek, L. A. C. J., Harren, F. J. M., Bogemann, G. M., Blom, C. W. P. M., and Reuss, J. 1990. Ethylene production and petiole growth in *Rumex* plants induced by soil waterlogging. *Plant Physiol.* 94: 1071-1077.
- Vu, J.C., and Yelenoski, G. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiol. Plant.* 81: 7-14.

- Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 453-489.
- Weston, G.D., Carlson, L.W., and Wambold, E.C. 1980. The effect of growth retardants and inhibitors on container-growth *Pinus contorta* and *Picea glauca*. *Can. J. For. Res.* 10: 510-516.
- Yamamoto, F., Kozlowski, T.T., and Wolter, K.E. 1987. Effect of flooding on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Pinus halepensis* seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 69-79.
- Yang, S.F., and Hoffman, N.E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 155-189.
- Zaerr, J.B. 1983. Short-term flooding and net photosynthesis in seedlings of three conifers. *Forest Sci.* 29: 71-78.
- Zincan, C.G., Jeglum, J.K., and Harvey, D.E. 1974. Oxygen in water culture influences growth and nutrient uptake of jack pine, black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. Plant Sci.* 54: 553-558.



DANIEL LORD

30 avril 1992